ISSN 0006—813

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 67

9

СЕНТЯБРЬ



«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1982

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 67 (1982) № 9

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией ***М. П. Тулина.*** Технический редактор ***Г. А. Смирнова***
Корректор ***А. И. Кац***

Сдано в набор 08.06.82. Подписано к печати 27.08.82. М-26590. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. $9+{}^1/_2$ вкл. Усл. печ. л. 13.3
Усл. кр.-отт. 13.83. Уч.-изд. л. 15.74. Тираж 2216. Тип. зак. 1504.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.132 : 58.12

Л. А. Филиппова, Н. С. Мамушина, О. В. Заленский

О ФУНКЦИОНИРОВАНИИ ОСНОВНЫХ ЭТАПОВ ТЕМНОВОГО ДЫХАНИЯ ВО ВРЕМЯ ФОТОСИНТЕЗА [1]

L. A. FILIPPOVA, N. S. MAMUSHINA, O. V. ZALENSKY.
ON THE METABOLIC STAGES OF DARK RESPIRATION IN THE COURSE OF PHOTOSYNTHESIS.

На основании литературных данных и собственных экспериментов обсуждается влияние фотосинтеза на основные этапы темнового дыхания — окислительный пентозофосфатный цикл, гликолиз, цикл Кребса и электронтранспортную цепь митохондрий, сопряженную с окислительным фосфорилированием. Делается заключение, что в условиях, оптимальных для фотосинтеза, ингибируются окислительный пентозофосфатный цикл, гликолиз и окислительное фосфорилирование. Функционирование цикла Кребса зависит от субстратов, образующихся в процессе фотосинтеза, которые включаются в гликолиз на конечных стадиях или прямо в цикл Кребса. В результате скорость цикла на свету может быть равна темновой. Физиологический смысл работы цикла Кребса на свету заключается в образовании некоторых органических кислот, необходимых для синтезов, осуществляемых хлоропластами.

История вопроса о том, как происходит процесс дыхания на свету, когда одновременно осуществляется примерно в 10 раз более интенсивный и противоположный по газообмену процесс фотосинтеза, восходит к концу прошлого столетия, когда G. Bonnier и L. Mangin (1886) пытались определить, выделяется ли углекислота на свету. И в дальнейшем среди разных аспектов изучения взаимосвязи фотосинтеза и дыхания наибольшее количество работ проведено также в плане исследования дыхательного газообмена на свету.

Благодаря исследованию газообмена был открыт новый тип дыхания — фотодыхание, отличающееся от темнового субстратами, локализацией и, как считают некоторые исследователи (Белл, 1980), энергетической ролью в клетке.

В настоящей статье мы не будем касаться вопросов фотодыхания, так как эта специальная тема подробно освещена в ряде обзоров (Jackson, Volk, 1970; Zelitch, 1971; Степанова, Шумилова, 1980).

Цель настоящего обзора — систематизировать накопленные в литературе и полученные нами результаты работ, в которых наряду с исследованием газообмена был использован биохимический подход к изучению взаимосвязи фотосинтеза и дыхания.

Анализ литературы показал, что авторы, занимающиеся исследованием этого вопроса, изучали преимущественно тот или иной этап темнового дыхания на свету (окислительный пентозофосфатный цикл (ОПФЦ), гликолиз, цикл Кребса, электронтранспортную цепь (ЭТЦ) митохондрий и сопряженное с ней окислительное фосфорилирование), не касаясь их взаимосвязи. В настоящем обзоре будет сделана попытка дать общее представление о том, как на свету при нормальном фотосинтезе функционируют разные этапы темнового дыхания и как осуществляется связь между ними.

Прежде всего разберем, как протекает на свету ОПФЦ. Многие реакции этого цикла, кроме образования фосфоглюконата и его окисления, аналогичны реакциям восстановительного пентозофосфатного цикла, т. е. цикла Кальвина. До 1967 г. полагали, что ОПФЦ функционирует только в цитоплазме. В 1967 г.

[1] Основой данного обзора является доклад, сделанный авторами на чтениях, посвященных памяти академика С. П. Костычева, 19 декабря 1980 г.

U. Heber нашел ключевые ферменты ОПФЦ — глюкозо-6-фосфат- и 6-фосфоглюконатдегидрогеназы в хлоропластах (Heber, Hallier et al., 1967). Затем было показано, что глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа ингибируется светом (Lendzian, Ziegler, 1972). Позже эти данные подтвердила L. Anderson (1975), выделив из листьев гороха два изофермента — хлоропластный и цитоплазменный. Оказалось, что обе эти формы инактивируются на свету. Предполагается, что ингибирование происходит благодаря тому, что на свету образуется НАДФН и связываются сульфгидрильные группы ферментов. Это предположение имеет экспериментальное подтверждение: если на свету подавить фотосинтетическое образование НАДФН с помощью витамина K_5, то ингибирование фермента не происходит (Pedersen et al., 1966). В то же время если в темноте имитировать свет, давая сильный восстановитель, который связывает сульфгидрильные группы, фермент теряет активность (Anderson, 1975). На листьях шпината также было показано, что глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа полностью инактивируется при высоком отношении НАДФН/НАДФ (равном 2) и большой концентрации (0.6 мМ) рибулозобисфосфата (Lendzian, Bassham, 1975). Таким образом, на свету ОПФЦ ингибируется как в хлоропластах, так, вероятно, и в цитоплазме, и в хлоропластах начинает работать цикл Кальвина.

Физиологический смысл функционирования ОПФЦ в хлоропластах в темноте состоит в том, что по этому пути происходит окисление глюкозильных остатков крахмала, при этом он поставляет энергию в виде НАДФН для работы хлоропласта в этот период. Эта мысль высказывается в работах J. Bassham (1971) и Колесникова (1981); первый, в частности, предполагает, что образованный в ОПФЦ восстановитель может использоваться в биосинтезе липидов мембран хлоропластов.

Теперь разберем гликолитический путь дыхания и рассмотрим, какие изменения вносит свет в функционирование гликолиза и цикла Кребса.

Начало исследований гликолиза на свету относится к 50-м годам, когда стали применять меченый углерод для изучения метаболизма продуктов фотосинтеза на свету и в темноте (Bassham et al., 1956). Было обнаружено, что на свету ингибируется одна из ступеней гликолиза — окисление триозофосфатов до ФГК (Kandler, Haberer-Liesenkötter, 1963; Heber, Santarius et al., 1967). Эти работы интересны тем, что авторы использовали для интерпретации результатов уже развитую в биохимии животных аденилатную теорию регуляции дыхания. На свету, когда осуществляется процесс фотофосфорилирования, усиливается потребление АДФ и $P_н$. Поскольку окисление триозофосфатов сопряжено с фосфорилированием, может возникнуть конкуренция за АДФ или $P_н$ между фотофосфорилированием и этим этапом гликолиза.

Большинство экспериментальных работ по исследованию гликолиза на свету было выполнено на листьях растений, на суспензии протопластов или на мутантах водорослей с использованием экзогенных меченых субстратов гликолиза — глюкозы-C^{14} (Kandler, Haberer-Liesenkötter, 1963; Hirt et al., 1971; Hirt, Tanner, 1972; Карпилов и др., 1977, 1978). Все авторы наблюдали, что введенная меченая глюкоза метаболизировалась, и если исследовали выделение $C^{14}O_2$, то находили, что оно было меньше на свету, чем в темноте. Эти данные нельзя было интерпретировать однозначно: уменьшение выделения $C^{14}O_2$ на свету могло быть как результатом ингибирования каких-то этапов окисления глюкозы, так и следствием ее реассимиляции на свету в процессе фотосинтеза.

Мы ставили опыты аналогичным образом, т. е. использовали экзогенную меченую глюкозу. Чтобы снизить реассимиляцию, мы взяли простую систему — стерильную суспензию клеток хлореллы, не содержащую межклетники и гетеротрофные клетки. Опыты вели в условиях высокой концентрации CO_2 (1%) и большой скорости тока воздуха. Специально проведенные определения показали, что реассимиляция $C^{14}O_2$ не превышала 10% от всего количества меченой углекислоты, выделенной при дыхании клеток хлореллы (Заленский и др., 1980). Результаты этих опытов показали, что на свету выделение $C^{14}O_2$ было значительно снижено по сравнению с темнотой, однако эту разницу нельзя было объяснить реассимиляцией, поскольку она была невелика. Следовательно, эти данные означали, что какой-то из этапов темнового дыхания был ингибирован на свету. Найти, в каком именно месте происходит ингибирование, позволили

результаты исследования динамики меченых продуктов, образующихся при окислении глюкозы. Детальный анализ веществ водно-спиртовой фракции (хроматографическое выделение отдельных меченых соединений) показал, что на свету метка накапливается в гексозомонофосфатах и триозофосфатах и соответственно уменьшается в дифосфатах сахаров. Это свидетельствовало о том, что на свету эти реакции гликолиза блокированы (Заленский и др., 1981).

Первый блок находится в реакции превращения гексозомонофосфатов в дифосфаты, которая осуществляется с помощью фосфофруктокиназы. Второй блок связан с превращением триозофосфатов в пировиноградную кислоту, где работает комплекс ферментов, конечным из которых является пируваткиназа. Аналогичные данные получили G. Hirt, W. Tanner (1972) и Ю. С. Карпилов с сотрудниками (1977, 1978). Относительно механизма ингибирования фосфофруктокиназы на свету можно высказать следующие предположения: 1) на свету в цитоплазме создается относительно высокая концентрация АТФ, которая является аллостерическим ингибитором этого фермента; 2) на свету в цитоплазме снижается концентрация неорганического фосфора, так как он транспортируется в хлоропласт в обмен на диоксиацетонфосфат. Это может привести к снижению активности фосфофруктокиназы, обладающей низким (K_m=10 мМ) сродством к неорганическому фосфату (Latzko, Kelly, 1977).

Относительно ингибирования двух других ключевых ферментов гликолиза на свету — фосфоглицерат- и пируваткиназы — нет прямых экспериментальных доказательств. Однако можно предполагать, что поскольку с участием этих энзимов происходит субстратное фосфорилирование, их активность может быть снижена по принципу обратной связи — конечным продуктом реакции — АТФ — или за счет конкуренции за АДФ и неорганический фосфат, потребление которых на свету усиливается.

Таким образом, данные по газообмену, динамике метаболитов и активности ферментов свидетельствуют об ингибировании гликолиза на свету в условиях интенсивного фотосинтеза.

По классическим представлениям, гликолиз локализован в цитоплазме. Однако по современным данным, окисление глюкозных остатков крахмала по гликолитическому пути происходит в хлоропластах (Kelly, Latzko, 1975; Levi, Gibbs, 1976; Peavy et al., 1977; Heldt et al., 1977). Описан изоэнзим ключевого фермента гликолиза — фосфофруктокиназы, локализованный в хлоропластах, который лишь по некоторым характеристикам отличается от цитоплазматического. Таким образом, в темноте в зеленой клетке распад крахмала, вероятно, происходит благодаря функционированию гликолиза. В настоящее время не ясно, кончается ли гликолиз в хлоропласте реакцией превращения ФГА в ФГК, которая затем транспортируется в цитоплазму, или конечные этапы гликолиза, т. е. превращение ФГК до пирувата, также локализованы в хлоропласте. Далее встает вопрос, в какой мере в темноте реакции гликолиза, локализованные в хлоропласте и в цитоплазме, где происходит окисление глюкозы сахарозного происхождения, дублируют друг друга? Не ясно также, что регулирует трату крахмала или сахарозы в процессе дыхания. На свету гликолиз как в хлоропластах, так и в цитоплазме подавлен, так как идет светозависимый синтез крахмала и сахарозы и, кроме того, включается аллостерическая регуляция фосфофруктокиназы со стороны АТФ, о чем уже говорилось выше.

Рассмотрим, как на свету функционирует второй этап дыхания — цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса). В одной из первых работ по этой проблеме M. Calvin, M. Massini (1952) при кратковременном фотосинтезе в присутствии $C^{14}O_2$ не обнаружили у хлореллы метки в глутамате и цитрате — веществах, образующихся через цикл Кребса. Они предположили, что этот цикл ингибирован на свету, так как в данных условиях затруднено окисление пирувата с участием липоевой кислоты. Эта кислота на свету, по-видимому, может переходить в неактивную восстановленную форму при участии восстановителя фотосинтетического происхождения. Однако в работах других исследователей были получены иные факты, противоречащие этой идее (Bidwell et al., 1955; Graham, Walker, 1962; Marsh et al., 1965; Chapman, Graham, 1974; Шумилова и др., 1976). В этих исследованиях использовались экзогенные меченые метаболиты, включая пируват, которые могут окисляться в цикле Кребса.

Попробуем подытожить аргументы, которые приводятся в доказательство того, что на свету окисление введенных в растения органических кислот происходит именно через цикл Кребса:

1. Если при введении предшественника, меченого не в карбоксиле, образуется следующий в цепи реакций цикла Кребса продукт и метка в нем остается в том же положении, то это означает, что перенос метки осуществляется в реакциях цикла, а не благодаря декарбоксилированию и рефиксации $C^{14}O_2$ на свету.

2. Если вместе с мечеными субстратами цикла Кребса в лист вводят митохондриальные яды и это приводит к снижению выделения $C^{14}O_2$, а также к накоплению метки в кислоте, предшествующей блоку, то это доказывает, что окисление экзогенных субстратов происходит в митохондриях в цикле Кребса.

Сравнивая скорости окисления органических кислот на свету и в темноте, E. Chapman, D. Graham (1974) не находят различий и считают, что цикл Кребса идет с одинаковой скоростью в этих условиях.

В наших опытах мы также пытались определить, как функционирует цикл Кребса на свету и в темноте, давая клеткам хлореллы меченые малат и пируват. Было обнаружено, что выделение $C^{14}O_2$ на свету и в темноте при окислении этих субстратов происходит одинаково. Это является еще одним аргументом в пользу того, что реассимиляция на свету была невелика. Радиохимический анализ показал, что радиоактивность метаболитов, образовавшихся при окислении малата и пирувата, была одинаковой во всех вариантах (Заленский и др., 1980, 1981). Это также свидетельствует о возможности прямого окисления пирувата на свету и о функционировании цикла Кребса как на свету, так и в темноте. При этом необходимо подчеркнуть, что, снабжая клетку экзогенными субстратами цикла Кребса, можно исследовать только потенциальные возможности этого цикла.

Оригинальная оценка скорости цикла Кребса на свету и в темноте приводится в работе J. Raven (1972). Сопоставив количество углерода, прошедшего через цикл Кребса, в темноте (по выделению CO_2) и количество углерода в его дериватах на свету, он нашел, что прирост этих веществ составляет 75% от количества углерода, прошедшего через цикл в темноте. 25% можно отнести за счет рефиксации и ошибки методов, т. е. практически получается, что скорость цикла была одинаковой на свету и в темноте.

В некоторых работах была отмечена стимуляция цикла Кребса на свету (Карпилов и др., 1978; Верхотурова и др., 1978).

Каков физиологический смысл функционирования цикла Кребса на свету, когда одновременно работает такой мощный генератор субстратов и энергии, как фотосинтез? В ассимилирующей клетке в цикле Кребса, а не в процессе фотосинтеза образуются соединения, ключевые для последующих биосинтезов. К ним относятся: 1) сукцинат, который является предшественником γ-левуленовой кислоты и хлорофилла; 2) цитрат, участвующий в биосинтезе липидов в цитоплазме и хлоропластах; 3) кетоглутарат, служащий субстратом для биосинтеза глутамата и соответствующего семейства аминокислот как в цитоплазме, так и в хлоропластах, куда он транспортируется из митохондрий. Известны специфические транслокаторы для этих соединений, локализованные во внутренней мембране митохондрий и хлоропластов (Heldt, 1976).

Таким образом, важную физиологическую роль играет амфиболическая функция цикла Кребса как поставщика углеродных субстратов для ряда биосинтезов.

Обратимся теперь к вопросу о том, как работает на свету заключительный этап дыхания — ЭТЦ митохондрий и сопряженное с ней окислительное фосфорилирование. При этом нужно подчеркнуть, что сопряжение между ЭТЦ и фосфорилированием является прочным и разобщение не наступает даже в условиях стресса (Семихатова, 1967; Сагатов и др., 1980).

Можно привести ряд аргументов в пользу предположения, что работа ЭТЦ митохондрий и сопряженного с ней окислительного фосфорилирования на свету подавлена. Следует, однако, оговориться, что речь идет не о полном подавлении митохондриального дыхания, так как некоторое количество кислорода обязательно должно поглощаться митохондриями, чтобы они могли поддерживать

собственную структуру. Прежде всего следует упомянуть многочисленные опыты по исследованию кислородного газообмена, выполненные с использованием различных экспериментальных приемов, в результате которых был сделан вывод, что поглощение кислорода в процессе темнового дыхания ингибировано на свету (Hoch et al., 1963; Воскресенская, 1965; Ried, 1970). Позже этот вывод был подтвержден на оригинальной модели ассимилирующей клетки — хлорофиллоносных спорах мха *Funaria*. С применением ингибиторной техники было показано, что на свету высокой интенсивности у них почти полностью подавлено поглощение кислорода, связанное с цианидчувствительным дыханием (Chevallier, Douce, 1976).

Следующая группа аргументов была получена в работах, где по косвенным тестам пытались оценить вклад окислительного фосфорилирования на свету в такие энергозависимые процессы, как биосинтез крахмала из эндогенных предшественников (Глаголева, Заленский, 1966), процесс фотоассимиляции глюкозы (Kandler, Tanner, 1966), включение неорганического фосфата в органические соединения (Simonis, Urbach, 1973). Было сделано заключение, что окислительное фосфорилирование не участвует на свету в протекании этих энергозависимых процессов.

Естественно, что всех исследователей, развивавших гипотезу об ингибировании работы ЭТЦ митохондрий на свету, интересовал вопрос о механизмах регуляции. Согласно гипотезе, которую предложили U. Heber с соавторами (1964), эта регуляция осуществляется через аденилатную систему. На свету в цитоплазме увеличивается отношение АТФ/АДФ+$P_н$ в результате выноса из хлоропластов АТФ, образованного при фотосинтезе. Как известно, вынос АТФ осуществляется в основном с помощью «челнока» ДОАФ → ФГК со скоростью примерно 220 мкм АТФ/мг хлорофилла·ч, вместе с тем при окислительном фосфорилировании образуется лишь 30 мкМ АТФ/мг хлорофилла·ч (Heldt, 1976). Таким образом, в цитоплазме возникает возможность конкуренции за АДФ и $P_н$ между системой транспорта АТФ из хлоропластов и митохондриями, куда эти метаболиты должны поступать для участия в окислительном фосфорилировании. В результате этой конкуренции может происходить ингибирование окислительного фосфорилирования за счет отвлечения АДФ и $P_н$ в более мощную систему синтеза АТФ, связанную с окислением транспортированного из хлоропластов ДОАФ.

Другим механизмом подавления окислительного фосфорилирования на свету могло быть увеличение концентрации АТФ в цитоплазме, которое по принципу обратной связи ингибирует синтез АТФ в митохондриях и выход его в цитоплазму. Однако этой идее противоречат современные данные о свойствах переносчиков, работающих в митохондриальной мембране (Heldt, 1976). АТФ продуцируется на внутренней стороне мембраны митохондрий, затем он может выноситься специальным транслокатором в обмен на АДФ и $P_н$. Существенно, что вынос АТФ может происходить против градиента концентрации, когда концентрация АТФ снаружи примерно в 10 раз превышает концентрацию его внутри. Соответствующие переносчики были открыты у митохондрий животных клеток, дрожжей и некоторых растений — кукурузы и картофеля, в то время как у других растений, например у артишока, они не обнаружены (Heldt, 1976). Если транспорт АТФ из митохондрий осуществляется независимо от уровня АТФ в цитоплазме, то скорее всего регуляция окислительного фосфорилирования происходит по принципу конкуренции за АДФ и $P_н$.

Эти данные позволяют представить себе, как со стороны фотосинтеза на свету может осуществляться регуляция той части дыхания, которая подвержена аденилатному контролю. Что касается степени ингибирования работы ЭТЦ митохондрий и сопряженного с ней окислительного фосфорилирования, то она, по-видимому, зависит от того, как быстро утилизируется АТФ в клетке и, следовательно, как быстро освобождаются АДФ и $P_н$ для последующих актов фосфорилирования. Скорость оборота этой аденилатной системы определяется состоянием митохондрий, скоростью метаболизма, т. е. количеством работы в клетке (Ried, 1970; Raven, 1976; Giersch et al., 1980; Семихатова, Заленский, 1982).

Серьезным возражением аденилатной гипотезе регуляции могут служить соображения, касающиеся функциональной компартментации аденилатов и

неорганического фосфора в клетке, и особенно в цитоплазме. До сих пор не ясно, черпают ли митохондрии и хлоропласты АДФ и $Р_н$ из некоего общего цитоплазматического фонда, или они имеют свои фонды.

Теперь, когда мы рассмотрели, как работают на свету все основные этапы темнового дыхания, остановимся на том, как эти этапы сопряжены между собой. Если предположить, что работа ЭТЦ митохондрий может быть ингибирована, а цикл Кребса функционирует с постоянной скоростью, то встает вопрос, куда расходуются восстановленные пиридиннуклеотиды, образованные в цикле Кребса? Можно назвать несколько основных «статей расхода» НАДН на свету: 1) синтез липидов; 2) восстановительное аминирование; 3) восстановление нитратов, которое происходит в цитоплазме и усиливается на свету.

Что касается биосинтеза липидов, то имеются данные, что на свету подавление II фотосистемы, т. е. ингибирование образования восстановителя фотосинтетического происхождения, не влияет на темп включения экзогенного ацетата-C^{14} в липиды (Eppley et al., 1963). Это скорее всего означает, что в биосинтезе липидов на свету участвует НАДН митохондриального происхождения.

В литературе нам не удалось найти прямых доказательств усиления восстановительного аминирования на свету в цитоплазме, но, по данным лаборатории В. Л. Кретовича, в этих условиях стимулируется синтез НАДН-зависимой глутаматдегидрогеназы (Шатилов и др., 1975). Зависимость восстановления нитратов от функционирования цикла Кребса на свету была показана в ряде работ. Если стимулировать цикл Кребса введением экзогенного малата, то это приведет к увеличению восстановления нитратов (Woo, Canvin, 1980). Между ЭТЦ митохондрий и процессом восстановления нитратов существует конкуренция за восстановитель: если ингибировать ЭТЦ митохондрий в темноте, то восстановление нитратов усиливается (Sawhney et al., 1978). По мнению авторов этой работы, аналогичная ситуация может возникать на свету, когда работа ЭТЦ митохондрий подавлена.

Следующий вопрос касается связи между гликолизом и циклом Кребса. Если вспомнить, что большинство приведенных выше данных говорит о том, что гликолиз на свету подавлен, а цикл Кребса может функционировать с той же скоростью, что и в темноте, то возникает парадоксальная ситуация: из двух взаимосвязанных процессов первый, поставляющий субстраты, ингибирован, но это не вызывает подавления второго. В таком случае остается неясным, откуда поступают субстраты, которые поддерживают на свету скорость цикла Кребса, равную темновой. По этому поводу можно высказать ряд предположений. В литературе (Palmer, 1976) обсуждается возможность функционирования цикла Кребса в растительной клетке в модифицированном виде. Под этим подразумевается, что для его работы не обязателен подток пирувата из гликолиза: источником углерода может служить малат как вакуолярного, так и хлоропластного происхождения, который прямо или после декарбоксилирования, т. е. в виде пирувата, включается в цикл Кребса.

Мы предполагаем, что источником пирувата может быть ФГК, которая образуется на свету в хлоропластах в цикле Кальвина или в цитоплазме в результате окисления ДОАФ, поступающего из хлоропластов. Таким образом, приток углеродных субстратов может происходить прямо из хлоропластов, и тогда цикл Кальвина на свету поставляет субстраты в цикл Кребса, заменяя подавленный в этих условиях гликолиз. Мысль о «коротком замыкании» между фотосинтезом и дыханием с помощью ФГК в условиях стресса высказывал И. А. Тарчевский (1977). В описанных далее экспериментах мы пытались косвенно оценить, возможно ли такое «замыкание» и в нормальных условиях.

Мы исходили из предположения, что в результате стимуляции каким-либо фактором работы цикла Кребса продукты фотосинтеза будут более интенсивно включаться в русло цикла. В качестве такого фактора был выбран ион аммония в концентрации, не вызывающей разобщения фосфорилирования и транспорта электронов при фотосинтезе. Этот ион является, как известно, легко утилизируемой формой азота и вызывает усиление образования аминокислот и белка.

Если клетки хлореллы ассимилировали $C^{14}O_2$ на свету в присутствии NH_4^+, то включение меченого углерода в аминокислоты и белки увеличивалось в 2—3 раза (см. таблицу). Поскольку интенсивность фотосинтеза оставалась на

Влияние NH_4^+ на распределение C^{14} при фотосинтезе у хлореллы

Экспозиция, мин	Вариант	Радиоактивность, распады/мин·10^8 клеток			
		общая	в аминокислотах		в белках
			сумма	в глутаминовой кислоте	
15	Контроль	44	3.9	1.0	0.75
	NH_4Cl	49	7.8	2.3	2.1
30	Контроль	123	3.6	1.0	2.4
	NH_4Cl	118	20.0	5.9	6.8
60	Контроль	171	6.0	2.3	2.8
	NH_4Cl	205	20.0	4.5	8.7

том же уровне, что и в контрольном варианте, увеличение метки в этих веществах происходило в результате перераспределения ассимилированного углерода из углеводного канала в альтернативный, приводящий к образованию малата и пирувата. Особый интерес представляла глутаминовая кислота, предшественник которой — α-кетоглутаровая кислота — может синтезироваться исключительно в цикле Кребса (Givan, Harwood, 1976; Larsson, 1979). В присутствии аммония метка в глутамате увеличилась в 2 раза и более. Тот факт, что поступление углерода в глутамат усилилось не за счет эндогенного немеченого углерода, а за счет ассимилированного меченого, свидетельствует об увеличении «вклада» фотосинтеза в образование интермедиатов цикла Кребса. Аналогичные данные были получены на пшенице (Bidwell et al., 1955), хлорелле (Kanazawa et al., 1970, 1972) и на суспензии ассимилирующих клеток шпината (Woo, Canvin, 1980).

Таким образом, на свету при подавленном гликолизе фотосинтез может брать на себя его функции и поставлять углерод для работы цикла Кребса.

До сих пор мы делали акцент на том, как фотосинтез влияет на дыхание. Однако связь этих процессов двухсторонняя, и дыхание также оказывает влияние на процесс фотосинтеза. Данных, касающихся этого вопроса, к сожалению, значительно меньше. В частности, для C_4-растений показано, что продукты цикла трикарбоновых кислот прямо переносятся в реакции фотосинтетических превращений углерода. При исследовании метаболизма органических кислот было замечено, что метка из этих соединений поступает в цикл Кальвина не за счет реассимиляции выделенной из карбоксила меченой углекислоты, а путем прямого переноса (Chapman, Osmond, 1974). Другим примером зависимости идущих в хлоропластах процессов от дыхания является уже упоминавшийся факт, что некоторые соединения, такие как сукцинат, α-кетоглутарат, образуются только в цикле Кребса и поступают в хлоропласты для последующих биосинтезов.

Эти факты еще более усложняют описанный характер взаимоотношений фотосинтеза и дыхания.

Существует и другой аспект этих взаимоотношений — взаимодействие хлоропластов и митохондрий в темноте: является ли хлоропласт полностью автономным или он нуждается в темноте в притоке энергии для поддержания своей структуры и различных работ? В темноте в хлоропластах функционирует ОПФЦ, снабжающий хлоропласт НАДФН, который может использоваться для биосинтеза липидов хлоропластных мембран (Bassham, 1971).

Потребность хлоропластов в АТФ в темноте оценил U. Heber (1975). Он исходил из того, что энергетические потребности пропорциональны содержанию белка, которое составляет в хлоропластах 60% от общего белка клетки. Окислительное фосфорилирование в темноте продуцирует около 30 мкМ АТФ/мг хлорофилла ·ч, следовательно, хлоропластам для нормального функционирования в темноте нужно около 20 мкМ АТФ.

Одним из источников АТФ в темноте является, как уже указывалось выше, гликолитический путь распада крахмала в хлоропластах. По приблизительным расчетам скорость генерирования АТФ при этом составляет около 5 мкМ АТФ/мг хлорофилла·ч. Это заставляет полагать, что разница между приходом

и расходом ~ 15 мкМ покрывается за счет АТФ окислительного фосфорилирования, поступающего в хлоропласты через специальный переносчик или путем обращения челнока ДОАФ → ФГК, с участием которого осуществляется непрямой транспорт АТФ из хлоропласта (Heldt, Rapley, 1970; Heber, 1974; Krause, Heber, 1976).

Следовательно, в темноте митохондрии выступают в роли поставщика энергии для хлоропластов. Эта мысль доказывается рядом экспериментальных данных, говорящих о том, что при выключении генерации АТФ в митохондриях нарушаются энергоемкие процессы в хлоропластах в темноте: биосинтез крахмала из экзогенной глюкозы (MacLachlan, Porter, 1959; Чулановская, 1974), включение экзогенного тимидина в ДНК хлоропластов (Heber, 1975).

О роли дыхания как источника АТФ для фотосинтеза могут свидетельствовать данные опытов, в которых экзогенный АТФ вызывал при низкой интенсивности света стимуляцию фотосинтеза (Заленский и др., 1980). Экзогенный АТФ можно рассматривать по отношению к хлоропластам как аналог АТФ, генерируемого митохондриями.

В заключение представим общую картину взаимодействия фотосинтеза и дыхания.

Как только включается свет и начинается фотосинтез, в хлоропластах прекращаются распад крахмала и гликолитический путь утилизации его глюкозных остатков. Включается процесс фотофосфорилирования. Окислительный пентозофосфатный цикл ингибируется, и начинает работать цикл Кальвина. Мощный поток углеродных соединений, энергетических эквивалентов АТФ и восстановителя устремляется в цитоплазму. В цитоплазме увеличивается энергетический заряд, и это может привести к ингибированию двух этапов темнового дыхания — гликолиза и окислительного фосфорилирования. Метаболиты, образованные в процессе фотосинтеза, вливаются в русло гликолиза на конечных этапах, за местами ингибирования или прямо в цикл Кребса. Благодаря этому цикл Кребса может функционировать, хотя гликолиз подавлен.

Продуцируемый в цикле Кребса НАДН не полностью окисляется в ЭТЦ митохондрий, работа которой подавлена на свету, а расходуется на биосинтезы, связанные с процессом восстановления.

Нужно подчеркнуть, что эта схема взаимодействия восстановительных и окислительных этапов метаболизма углерода справедлива, вероятно, для зеленой клетки в условиях, оптимальных для фотосинтеза. Сейчас еще нельзя говорить о количественных соотношениях между этими процессами, поскольку у разных объектов и в различных условиях эти соотношения могут изменяться.

Таким образом, все приведенные выше факты подтверждают представления, развиваемые рядом авторов (Raven, 1972; Заленский, 1977; Семихатова, 1980), о том, что в растительной клетке фотосинтез и дыхание могут заменять и дополнять друг друга в снабжении клетки энергией и метаболитами.

В сформулированных выше представлениях можно увидеть развитие идеи С. П. Костычева о единстве физиологических процессов в растении. Действительно, исследования процесса дыхания растений привели Костычева к созданию теории о генетической связи дыхания и брожения. Он построил изящную биохимическую схему, которая, по образному выражению академика Г. А. Надсона, «одним химическим узлом связывает все три основных типа брожения и дыхания» (Надсон и др., 1932).

Изложенные выше представления о связи фотосинтеза и дыхания позволяют думать, что в этот «узел» можно включить и продукты фотосинтеза, которые вливаются в общее метаболическое русло, поставляя на свету субстраты и ФГК для последующих дыхательных превращений.

ЛИТЕРАТУРА

Белл Л. Н. (1980). Энергетика фотосинтезирующей растительной клетки. М., Наука. — Верхотурова Т. С., Астафурова Т. П., Скобеева Т. Е. (1978). Метаболизм пирувата и некоторых кислот ди- и трикарбонового цикла в листьях фасоли на синем свету. В кн.: Вопросы биологии. Томск, Изд. Томск. гос. унив. — Воскресенская Н. П. (1965). Фотосинтез и спектральный состав света. М., Наука. — Глаголева Т. А., Заленский О. В. (1966). О биоэнергетике ассимилирующих клеток *Chlorella pyrenoidosa* Chick. Бот. ж., 51, 12. — Заленский О. В. (1977). Эколого-

физиологические аспекты изучения фотосинтеза. Л., Наука. — Заленский О. В., Зубкова Е. К., Мамушина Н. С., Филиппова Л. А. (1980). К вопросу о взаимоотношениях фотосинтеза и дыхания в ассимилирующей клетке. I. Исследования гликолиза и цикла Кребса на свету и в темноте в клетках хлореллы. Бот. ж., 65, 9. — Заленский О. В., Зубкова Е. К., Мамушина Н. С., Филиппова Л. А. (1981). К вопросу о взаимоотношениях фотосинтеза и дыхания в ассимилирующей клетке. II. Метаболизм экзогенных субстратов дыхания в клетках хлореллы на свету и в темноте. Физиол. раст., 28, 4. — Карпилов Ю. С., Новицкая И. Л., Белобродская Л. К. (1977). Влияние фотофосфорилирования на реакции гликолиза в клетках ассимиляционных тканей листьев проса. Биохимия, 42, 12. — Карпилов Ю. С., Новицкая И. Л., Белобродская Л. К., Биль К. Я., Маслов А. И., Кузьмин А. Н., Карпилова И. Ф., Каримов С. Х., Попова Е. И., Петрухин Ю. А., Герц С. М. (1978). Реакции гликолиза в автотрофной клетке. Роль в фотосинтетическом метаболизме и в световом дыхании. В кн.: Механизм фотодыхания и его особенности у растений различных типов. Пущино, Изд. Науч. центра биол. исслед. — Колесников П. А. (1981). Пути углерода в хлоропластах. Тез. докл. Всес. совещ. «Энергетика, метаболитические пути и их регуляция в фотосинтезе». Пущино, Изд. Науч. центра биол. исслед. — Надсон Г. А., Иванов Н. Н., Львов С. Д., Корсакова М. П., Афанасьева М. В. (1932). Сергей Павлович Костычев. Некролог. Изв. АН СССР, 287. — Сагатов З. С., Юдина О. С., Жолкевич В. Н. (1980). Влияние высоких температур на дыхательный газообмен и сопряженность окисления с фосфорилированием у *Pisum sativum*. Физиол. раст., 27, 2. — Семихатова О. А. (1967). Методы оценки энергетической эффективности дыхания растений. Л., Наука. — Семихатова О. А. (1980). Энергетические аспекты интеграции физиологических процессов в растении. Физиол. раст., 27, 5. — Семихатова О. А., Заленский О. В. (1982). Сопряженность процессов фотосинтеза и дыхания. В кн.: Физиология фотосинтеза. М., Наука. — Степанова А. М., Шумилова А. А. (1980). Фотодыхание (эволюционный и физиологический аспекты). Бот. ж., 65, 9. — Тарчевский И. А. (1977). Основы фотосинтеза. М., Высшая школа. — Чулановская М. В. (1974). Метаболизм поглощенной глюкозы C^{14} у хлореллы на свету и в темноте при разной температуре. Бот. ж., 59, 2. — Шатилов В. Р., Кашарова М. А., Амбарцумян В. Г., Кретович В. Л. (1975). Сравнительное изучение глутаматдегидрогеназ хлореллы. Биохимия, 40, 6. — Шумилова А. А., Федосеенко А. А., Степанова А. М. (1976). Влияние света на функционирование цикла Кребса в листьях кукурузы. Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 9, 87. — Anderson L. (1975). Light modulation of the activity of carbon metabolism enzymes. In: Proc. Third Intern. Congr. Photosynthesis. Elsevier, Amsterdam, 2. — Bassham J. A. (1971). The control of photosynthetic carbon metabolism. Science, 172, 3983. — Bassham J. A., Shibata K., Steenberg K., Bourdon J., Calvin M. (1956). Photosynthetic cycle and respiration, light and dark transients. J. Am. Chem. Soc., 78, 4120. — Bidwell R. G. S., Krotkov G., Reed G. B. (1955). The influence of light and darkness on the metabolism of radioactive glucose and glutamine in wheat leaves. Can. J. Bot., 33, 1. — Bonnier G., Mangin L. (1886). Recherches sur l'action chlorophyllienne separée de la respiration. Ann. Sci. Nat. Bot., 7, 5. — Calvin M., Massini M. (1952). The path of carbon in photosynthesis. XX. The steady state. Experientia, 8, 445. — Chapman E. A., Graham D. (1974). The effect of light on the tricarboxylic acid cycle in green leaves. Plant Physiol., 53, 6. — Chapman E. A., Osmond C. B. (1974). The effect of light on the tricarboxylic acid cycle in green plants. III. A comparison between some C_3- and C_4-plants. Plant Physiol., 53, 6. — Chevallier D., Douce R. (1976). Interaction between mitochondria and chloroplasts in cells. I. Action of cyanide and DCMU on the spore of *Funaria hygrometrica*. Plant Physiol., 57, 6. — Eppley R. W., Gee R., Saltman P. (1963). Photometabolism of acetate by *Chlamydomonas mundana*. Physiol. Plant., 16, 4. — Giersch Ch., Heber U., Kobayashi Y., Inoue Y., Heldt H. (1980). Energy charge, phosphorylation potential and proton motive force in chloroplasts. Biochim. Biophys. Acta, 590, 1. — Givan C. V., Harwood J. L. (1976). Biosynthesis of small molecules in chloroplasts of higher plants. Biol. Rev., 51, 4. — Graham D., Walker D. A. (1962). Some effects of light on the interconversion of metabolites in green leaves. Biochem. J., 82, 6. — Heber U. (1974). Metabolite exchange between chloroplasts and cytoplasm. Ann. Rev. Plant Physiol., 25. — Heber U. (1975). Energy transfer within leaf cells. In: Proc. Third Intern. Congr. Photosynthesis. Elsevier, Amsterdam, 2. — Heber U., Hallier U., Hudson M. (1967). Lokalisation von Enzyms des reductiven und dem oxydativen Pentosephosphat Zyklus in den Chloroplasten und Permeabilität Chloroplasten Membran gegenüber Metaboliten. Z. Naturf., 22b, 1200. — Heber U., Santarius K., Hudson M., Hallier U. (1967). I. Intracellular Transport von Zwischenprodukten der Photosynthese und Photosynthese-Gleichgewicht in Dunkel Licht-Dunkel Wechsel. Z. Naturf., 22b, 1189. — Heber U., Santarius K., Urbach W., Ullrich W. (1964). Intracellular Transport von C^{14} und P^{32}-markierten Intermediarprodukten zwischen der Chloroplasten und dem Cytoplasma und seine Folgen für die Regulation des Stoffwechsels. Z. Naturf. 19b, 576. — Heldt H. W. (1976). Transport of metabolites between cytoplasm and mitochondrial matrix. In: Encyclopedia of plant physiology, New Series. Transport in Plants, 3. Berlin, Springer—Verlag. — Heldt H. W., Chon C., Maronde D., Herold A., Stankov Z., Walker D. A., Kraminer A., Kirk M. R., Heber U. (1977). Role of orthophosphate and other factors in the regulation of starch formation in leaves and isolated chloroplasts. Plant Physiol., 59, 6. — Heldt H. W., Rapley L. (1970). Specific transport of inorganic phosphate 3-phosphoglycerate and dihydroxyacetonephosphate, and of dicarboxylates across the inner membrane

of spinach chloroplasts. FEBS Let., 10, 143. — Hirt G., Tanner W. (1972). Regulation of glycolysis by light in *Scenedesmus.* In: Proc. II Intern. Congr. Photosynthesis Res. Stresa. Italy, Hague. — Hirt G., Tanner W., Kandler O. (1971). Effect of light on the rate of glycolysis in *Scenedesmus obliquus.* Plant Physiol., 47, 6. — Hoch G., Owens O., Kok B. (1963). Photosynthesis and respiration. Arch. Biochem. Biophys., 101, 171. — Jackson W. A., Volk R. J. (1970). Photorespiration. Ann. Rev. Plant Physiol., 21. — Kanazawa T., Kanazawa K., Kirk M. R., Bassham J. A. (1972). Regulatory effects of ammonia on carbon metabolism in *Chlorella pyrenoidosa* during photosynthesis and respiration. Biochim. Biophys. Acta, 265, 656. — Kanazawa T., Kirk M. R., Bassham J. A. (1970). Regulation effect of ammonia on carbon metabolism in photosynthesizing *Chlorella pyrenoidosa.* Biochim. Biophys. Acta, 205, 401. — Kandler O., Haberer-Liesenkötter. (1963). Über die Zusammenhang zwischen Phosphathaushalt und Photosynthese. Z. Naturf., 18b, 718. — Kandler O., Tanner W. (1966). Die Photoassimilation von Glucose als Indikator für die Lichtphosphorylierung in vivo. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 79, 11. — Kelly G., Latzko E. (1975). Evidence for phosphofructokinase in chloroplasts. Nature, 256, 429. — Krause G. H., Heber U. (1976). Energetics of intact chloroplasts. In: Intact chloroplast. Elsevier/North Holland Biomed. Press. — Larsson C. (1979). $C^{14}O_2$ fixation and compartmentation of carbon metabolism in a recombined chloroplast-cytoplasm system. Physiol. Plant., 46, 3. — Latzko E., Kelly G. (1977). Chloroplast phosphofructokinase. I. Proof of phosphofructokinase activity in chloroplasts. Plant Physiol., 60, 1. — Lendzian K. J., Bassham J. A. (1975). Regulation of glucose-6-phosphate dehydrogenase in spinach chloroplasts by ribulose-1,5-diphosphate and NADPH/$NADP^+$ ratios. Biochim. Biophys. Acta, 396, 260. — Lendzian K., Ziegler H. (1972). Effect of light on glucose-6-phosphate degydrogenase in spinach chloroplasts. In: Proc. II Intern. Congr. Photosynthesis Res. Stresa. Italy, Hague. — Levi C., Gibbs M. (1976). Starch degradation in isolated spinach chloroplast. Plant Physiol., 57, 6. — Maclachlan G. A., Porter H. K. (1959). Replacement of oxidation by light as the energy source for glucose metabolism in tobacco leaf. Proc. Roy. Soc., Ser. B, 150, 941. — Marsh H. V., Jr., Galmiche J. M., Gibbs M. (1965). Effect of light on the tricarboxylic acid cycle in *Scenedesmus.* Plant Physiol., 40, 6. — Palmer J. M. (1976). The organization and regulation of electron transport in plant mitochondria. Ann. Rev. Plant Physiol., 27. — Peavy D. G., Steup M., Gibbs M. (1977). Characterization of starch breakdown in the intact spinach chloroplast. Plant Physiol., 60, 2. — Pedersen T. A., Kirk M., Bassham J. A. (1966). Inhibition of photophosphorylation and photosynthetic carbon cycle reactions by fatty acids and esters. Biochim. Biophys. Acta, 112, 2. — Raven J. A. (1972). Endogenous inorganic carbon sources in plant photosynthesis. I. Occurrence of the dark respiratory pathways in illuminated green cells. New Phytol., 71, 2. — Raven J. A. (1976). Division of labour between chloroplast and cytoplasm. In: Intact chloroplast. Elsevier/North Holland Biomed. Press. — Ried A. (1970). Energetic aspects of the interaction between photosynthesis and respiration. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen, Centre for Agricult. Publ. a. Docum. — Sawhney S. K., Naik M. S., Nickolas D. J. D. (1978). Regulation of NADH supply nitrate reduction in green plants via photosynthesis and mitochondrial respiration. Biochem. Biophys. Res. Commun., 81, 4. — Simonis S. W., Urbach W. (1973). Photophosphorylation in vivo. Ann. Rev. Plant Physiol., 24. — Woo K. C., Canvin D. T. (1980). The role of malate in nitrate reduction in spinach leaves. Can. J. Bot., 58, 5. — Zelitch I. (1971). Photosynthesis, photorespiration and plant productivity, N. Y.—London, Acad. Press.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 VII 1981.

SUMMARY

The effect of photosynthesis on the oxidative pentosophosphate cycle, glycolysis, the Krebs cycle and electron transport chain of mitochondria is discussed. The conclusion is made that the oxidative pentosophosphate cycle, glycolysis and oxidative phosphorylation are inhibited under conditions that are optimal for photosynthesis. The rate of the Krebs cycle depends on the products of photosynthesis which are involved in final reactions of glycolysis or directly in the Krebs cycle. As a result, the rate of the Krebs cycle in the light may be the same as in the darkness. The functioning of the Krebs cycle in the light is necessary to form some organic acids for chloroplast biosynthesis.

УДК 581.3 (595.789+582.671.12)

Т. Б. Батыгина, И. И. Шамров, Г. Е. Колесова

ЭМБРИОЛОГИЯ НИМФЕЙНЫХ И ЛОТОСОВЫХ. II. РАЗВИТИЕ ЖЕНСКИХ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ СТРУКТУР

T. B. BATYGINA, I. I. SHAMROV, G. E. KOLESOVA.
EMBRYOLOGY OF THE *NYMPHAEALES* AND *NELUMBONALES*.
II. THE DEVELOPMENT OF THE FEMALE EMBRYONIC STRUCTURES

В связи с отсутствием в эмбриологической литературе разграничений понятий «сформированный зародышевый мешок» и «зрелый зародышевый мешок» предлагаются их определения.

На основании сравнительно-эмбриологического исследования с учетом имеющейся литературы выявлены общие закономерности и специфические черты, характеризующие семяпочку нимфейных и лотосовых. Указаны следующие черты сходства: преимущественно висячая анатропная крассинуцеллятная семяпочка с двумя интегументами, преимущественно одноклеточный археспорий, линейная тетрада мегаспор, Polygonum-тип зародышевого мешка, наличие нуцеллярного колпачка и гипостазы. Черты различия касаются числа слоев париетальной ткани в семяпочке, числа слоев клеток и строения интегументов (наличие оперкулума), времени дифференциации археспориальной клетки и темпов дальнейшего ее развития, наличия многоклеточного археспория, степени развития нуцеллуса семяпочки и наличия перисперма, строения проводящей системы семяпочки, строения антипод в зрелом зародышевом мешке, сопряженности развития отдельных структур семяпочки. Внесены некоторые коррективы в характеристику семяпочки нимфейных и лотосовых: наличие гипостазы и нуцеллярного колпачка (все изученные виды), многоядерных антипод, обтуратора (лотос), плацентохалазы и отсутствие дифференциации в проводящем пучке семяпочки (роголистник), наличие многоклеточного археспория (кабомба, роголистник), своеобразное развитие зародышевого мешка *Cabomba caroliniana* по типу Polygonum, подтипу Cabomba. Представленные признаки в совокупности с другими могут быть использованы в целях систематики.

Проблема происхождения покрытосемянных, и особенно возникновения однодольных, заставляет ботаников уделять большое внимание изучению таких двудольных, как магнолиевые, нимфейные, лотосовые и лютиковые. Нимфейные занимают промежуточное положение между двудольными и однодольными. Как полагает А. Л. Тахтаджян (1980), весьма вероятно общее происхождение однодольных и нимфейных от каких-то более примитивных наземных травянистых двудольных. Представители порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* характеризуются гетеробатмией эмбриологических признаков (примитивные и продвинутые, признаки двудольных и однодольных). Т. Б. Батыгина (1981а) высказала предположение, что нимфейные и лотосовые возникли и развивались одновременно с двудольными и однодольными.

До настоящего времени остается дискуссионным вопрос относительно систематики и филогении отдельных таксонов нимфейных. Одной из причин этого может быть их слабая эмбриологическая изученность. Исследовано лишь небольшое число видов нимфейных, при этом данные по их эмбриологии фрагментарны и часто противоречивы.

В обзорной статье по эмбриологии представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* (Батыгина и др., 1980) мы привели данные, иллюстрирующие степень эмбриологической изученности этих растений. Было выяснено, что генезис пыльника и семяпочки у большинства видов нимфейных и лотосовых не прослежен. В связи с этим мы провели детальное исследование развития мужских и женских генеративных структур, процесса оплодотворения, эмбрио- и эндоспермогенеза. Подробное изучение генезиса пыльника нимфейных позволило выявить как сходство, так и различие в его развитии у разных представи-

телей (Батыгина, Шамров, 1981б; Шамров, 1981). Сходство проявляется в однотипном формировании стенки пыльника по типу Umbelliferae (типу однодольных). Различие касается строения сформированной стенки пыльника, строения тапетума, типа микроспорогенеза, строения зрелого пыльцевого зерна, строения эндотеция в зрелом пыльнике, типа вскрывания пыльников. Часть этих различий, вероятно, обусловлена разными экологическими особенностями нимфейных и спецификой механизма опыления. Изучение эмбриогенеза лотоса позволило решить дискуссионный вопрос о строении его зародыша (Батыгина и др., 1980; Батыгина, 1981в). Зародыш *Nelumbo* является двудольным, что подтверждает точку зрения D. Johansen (1950), S. Gupta, R. Ahuja (1967) и других исследователей и не согласуется с мнением H. Lyon (1901a, b), H. York (1904), R. Wheeler, K. Lye (1975), которые признают его за однодольный, полагая, что две семядоли в зрелом зародыше — лопасти одной единственной семядоли.

Настоящее исследование представляет собой продолжение серии работ, посвященных эмбриологии нимфейных и лотосовых (Батыгина, 1981а, б, в, г; Батыгина, Васильева, 1981; Батыгина и др., 1980; Батыгина, Шамров, 1981а, б; Шамров, 1980, 1981). В нем будут освещены различные аспекты развития женских генеративных структур у представителей родов *Cabomba*, *Ceratophyllum*, *Nelumbo*.

В связи с отсутствием в эмбриологической литературе разграничения понятий «сформированный зародышевый мешок» и «зрелый зародышевый мешок», прежде чем перейти к описанию экспериментальных данных, мы предлагаем следующие определения, которые будем использовать в дальнейшем.

Сформированный зародышевый мешок — такой, в котором завершилось клеткообразование и идет специализация его элементов. Он характеризуется определенным числом и расположением клеток, специфичных для каждого типа зародышевого мешка.

Зрелый зародышевый мешок — такой, в котором завершилась дифференциация его элементов; мешок сформирован морфологически и физиологически, яйцеклетка и центральная клетка готовы к оплодотворению.

Материал и методика исследования

Основными объектами исследования явились *Cabomba caroliniana* (сем. *Cabombaceae*), *Ceratophyllum demersum*, *C. submersum* (сем. *Ceratophyllaceae*), *Nelumbo nucifera* (сем. *Nelumbonaceae*). Сбор материала производили в Ленинградской и Харьковской областях, Хоперском и Астраханском государственных заповедниках, в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в течение 1976—1980 гг. У *Ceratophyllum* изучали женские цветки на разных стадиях развития, у других видов — бутоны различной величины, завязи во время цветения и опыления. В качестве фиксатора использовали смесь FAA (70° этиловый спирт, ледяная уксусная кислота, формалин в отношении 100 : 7 : 7). Материал обрабатывали по общепринятой методике (Навашин, 1936). Развитие завязи и семяпочки изучали на продольных срезах толщиной 10—12 мкм. Препараты окрашивали генциан-виолетом по Ньютону и сафранином по Картису. Для подкраски оболочек и цитоплазмы использовали оранж «Ж» в гвоздичном масле, алциановый синий и светлый зеленый.

Результаты исследования

Cabomba caroliniana

Апокарпный гинецей состоит из трех, реже двух плодолистиков, в каждом из которых развиваются обычно 3 семяпочки. Завязь с дорсальной плацентацией (Тахтаджян, 1964). Семяпочки возникают на плаценте в виде прямостоячих меристематических бугорков (рис. 1, *1*). В процессе развития семяпочки начинают изгибаться (рис. 1, *2*), что совпадает с началом заложения интегументов (стадия деления археспориальной клетки). К началу мейоза почти полностью завершается поворот семяпочки в анатропное положение (рис. 1, *3*, *4*).

Семяпочка кабомбы крассинуцеллятная, имеет два интегумента. В начале дифференциации они двуслойные. В сформированной семяпочке наружный интегумент в основании двуслойный, в апикальной же части трехслойный. Клетки его эпидермы имеют большие размеры, сильно вакуолизированы. Микропиле образовано только внутренним интегументом. Верхняя часть внутреннего интегумента, представленная 4 слоями удлиненных клеток, образует оперкулум. Имеется нуцеллярный колпачок, формирование которого начинается на стадии триады мегаспор. В сформированной семяпочке нуцеллярный колпачок состоит из 2—3 слоев сильно вакуолизированных клеток с утолщенными оболочками (рис. 1, *4—7*).

Проводящая система семяпочки *C. caroliniana* представлена одним пучком, который проходит через фуникулус и заканчивается в халазальной части. На первых этапах развития семяпочки проводящий пучок образован прокамбиальным тяжем удлиненных клеток, в дальнейшем в нем дифференцируются спиральные сосуды (рис. 1, *7*, *14*).

В субэпидермальном слое нуцеллуса происходит дифференциация одной или нескольких (2—3) археспориальных клеток. Генезис нескольких археспориальных клеток был прослежен до стадии диады мегаспор. Археспориальная клетка делится периклинально, образуя спорогенную и кроющую клетки (рис. 1, *2*). В последней затем идет антиклинальное (рис. 1, *3*), реже периклинальное деление. В результате возникают четыре крупные кроющие клетки. Спорогенная клетка, имеющая сначала округлую форму, постепенно удлиняется, при этом значительно увеличивается в размерах, становясь мегаспороцитом (рис. 1, *4*). С увеличением размеров материнской клетки мегаспор заметно возрастают размеры семяпочки. Рост нуцеллуса осуществляется главным образом за счет делений клеток в его базальной части.

Удлиненной формы мегаспороцит располагается в центральной части нуцеллуса. В его оболочке, примыкающей к кроющей клетке, обнаруживается каллоза (рис. 1, *4*). Веретено первого деления обычно находится в апикальной части материнской клетки мегаспор, в результате чего клетки диады оказываются неравными (рис. 1, *5*). Нижняя клетка бóльших размеров, с более крупным ядром. Далее делится только нижняя клетка (рис. 1, *6*), что приводит к образованию триады мегаспор (рис. 1, *7*, *8*). В оболочках мегаспор выявляется каллоза. Она равномерно со всех сторон окружает нижнюю мегаспору. В верхних мегаспорах каллоза имеется только на тангентальных стенках. Таким образом, в процессе мегаспорогенеза *C. caroliniana* не наблюдается образования тетрады мегаспор вследствие отсутствия деления верхней клетки диады.

Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры, которая характеризуется густой цитоплазмой и удлиненной формой (рис. 1, *8*). Две другие мегаспоры постепенно дегенерируют. В результате первого деления ядра халазальной мегаспоры образуется двуядерный зародышевый мешок, ядра которого расходятся к полюсам (рис. 1, *9*). Халазальное ядро обычно имеет два крупных ядрышка. Затем микропилярное ядро делится, при этом веретено деления занимает, как правило, пристенное положение (рис. 1, *10*). Образующиеся ядра хотя несколько и расходятся друг от друга, однако остаются лежать в микропилярной части зародышевого мешка (рис. 1, *11*). В то же время в халазальном конце зародышевого мешка ядро не обнаруживается. Вероятно, это свидетельствует о его дегенерации, подтверждением чего является наличие темноокрашивающихся сгустков в халазальной области. Далее в зародышевом мешке возникает большая вакуоль. В результате третьего деления образуются четыре ядра, которые также располагаются в микропилярной части зародышевого мешка (рис. 1, *12*). В процессе дальнейшего развития происходит дифференциация элементов зародышевого мешка: формируется яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки и двух синергид, и центральная клетка с одним полярным ядром (рис. 1, *13*). Особенностью этого процесса у *C. caroliniana* является отсутствие в течение длительного времени ясной морфологической дифференциации яйцевого аппарата на синергиды и яйцеклетку.

В зрелом зародышевом мешке яйцеклетка, слегка округлая в апикальной части, характеризуется большими размерами и крупным ядром. Синергиды овальной формы, нитчатый аппарат не выявляется.

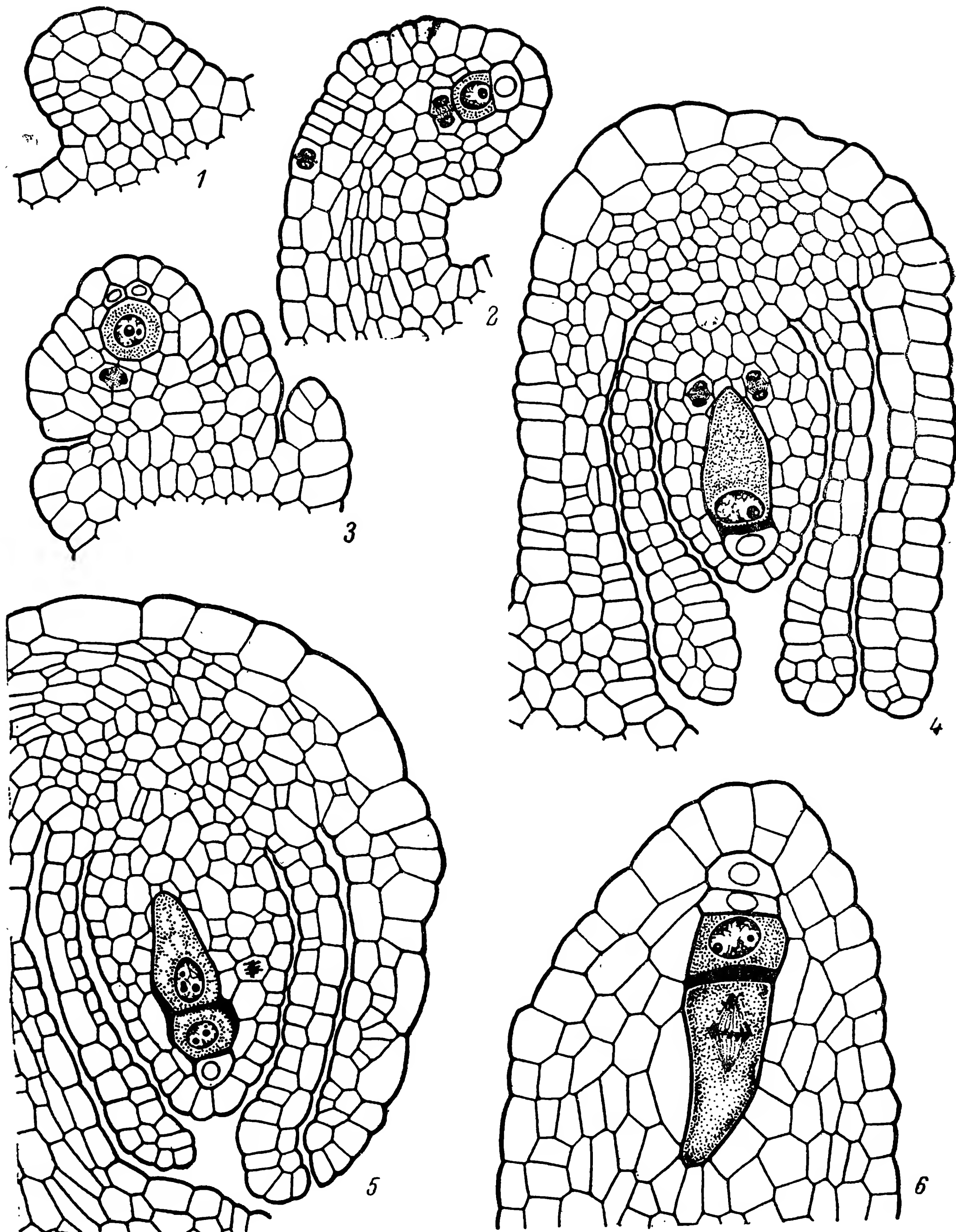


Рис. 1. Развитие семяпочки у *Cabomba caroliniana.*

1 — зачаток семяпочки на плаценте; *2, 3* — развитие спорогенной и кроющей клеток, заложение интегумента; *4—6* — мегаспорогенез, начало формирования нуцеллярного колпачка; *7* — схема строения семяпочки на стадии триады мегаспор; *8—13* — развитие зародышевого мешка; *14* — схема строения семяпочки на стадии зрелого зародышевого мешка (*ни* — наружный интегумент, *ви* — внутренний интегумент, *пп* — проводящий пучок, *м* — микропиле, *х* — халаза, *ф* — фуникулус, *н* — нуцеллус).

Таким образом, хотя зародышевый мешок и формируется из халазальной мегаспоры, развитие его идет своеобразным путем: дегенерация халазального ядра на стадии двуядерного зародышевого мешка; образование в результате трех последовательных делений лишь четырех ядер, располагающихся в микропилярной части зародышевого мешка (униполярность).

Развитие зародышевого мешка сопровождается значительными изменениями окружающих его тканей семяпочки и завязи. Так, со стадии двуядерного заро-

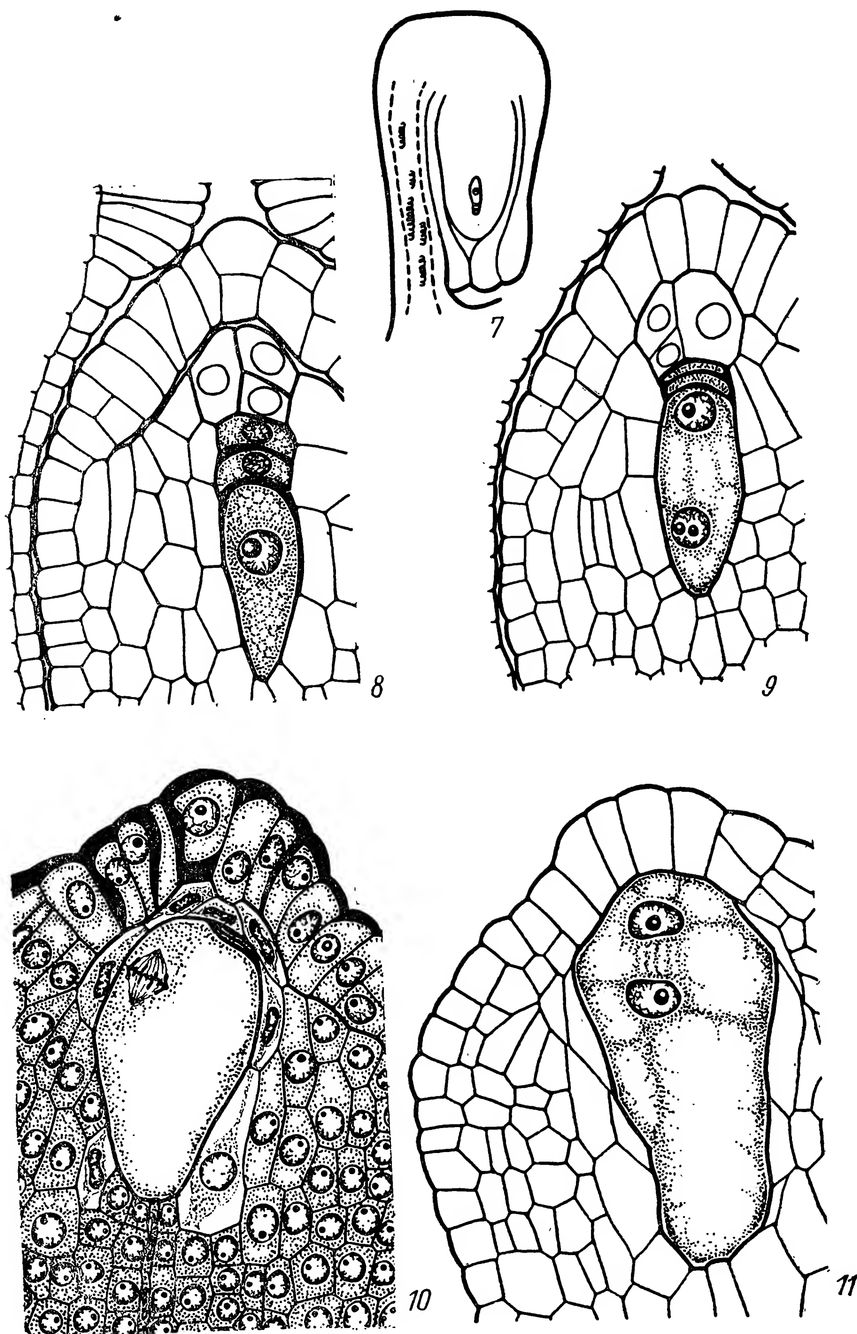


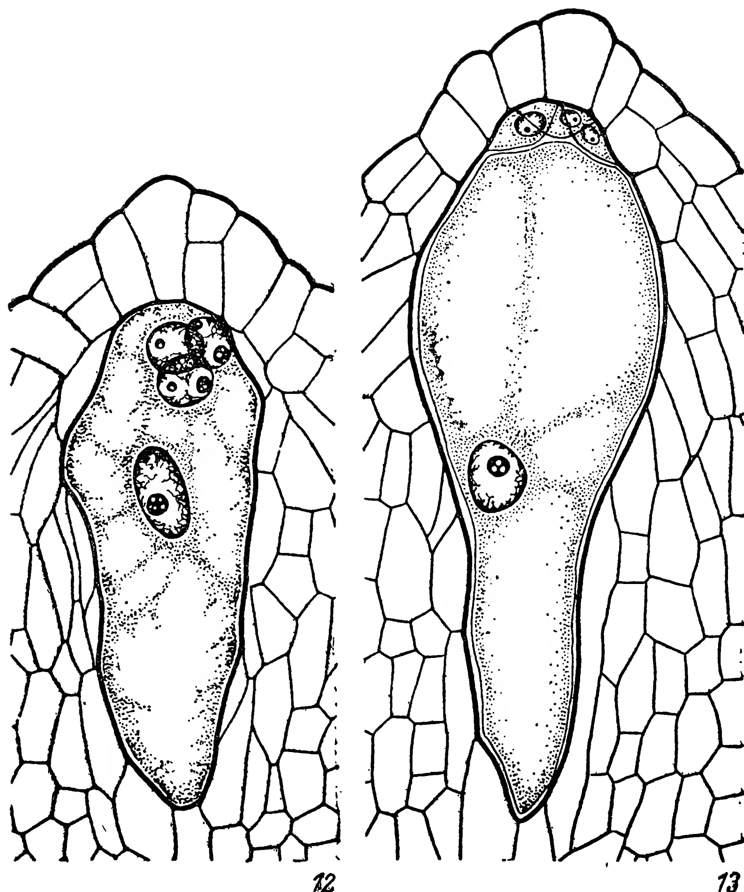
Рис. 1 (*продолжение*)

дышевого мешка вследствие интенсивного его роста начинается лизис прилегающих клеток нуцеллуса. Исключение составляет халазальная область семяпочки, в которой выделяется ряд густоплазменных клеток вытянутой формы с удлиненными ядрами, контактирующий непосредственно с халазальным концом зародышевого мешка. В то же время в клетках нуцеллярного колпачка происходит заметное утолщение оболочек. В стенке завязи и фуникулусе начинается отложение крахмала.

Ceratophyllum demersum, *C. submersum*

Виды роголистника являются единственными представителями в пор. *Nymphaeales*, у которых имеются раздельнополые цветки.

Гинецей мономерно-апокарпный (Тахтаджян, 1964). Верхняя часть плодолистика представлена стилодием и рыльцем в форме желобка. Завязь одногнезд-



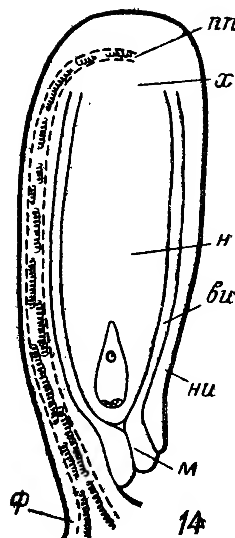


Рис. 1 (*продолжение*).

ная, и в ней обычно развивается одна семяпочка. Она возникает на плаценте в виде полушаровидного бугорка и с самого начала занимает боковое положение относительно основания завязи (рис. 2, *1*). Заложение единственного интегумента начинается с профазы I мейоза. В процессе развития за счет неравномерного роста краев плодолистика и интегумента происходит изменение угла наклона семяпочки относительно основания завязи от 35—40 до 90—94°, т. е. она становится типично ортотропной. Особенностью строения семяпочки роголистников является отсутствие фуникулуса. В ходе развития имеет место срастание халазы с плацентой завязи, в результате чего микропиле находится на одной оси с сильно развитой плацентохалазой.

В начале дифференциации интегумент 2—3-слойный в основании и 1-слойный в верхней части. В сформированной семяпочке края интегумента почти смыкаются над нуцеллусом, образуя микропиле. В апикальной части интегумент представлен 1, в средней — 3—4, в базальной — 5—6 слоями клеток. Образование нуцеллярного колпачка начинается на стадии 4-ядерного зародышевого мешка за счет периклинальных делений клеток эпидермы нуцеллуса. В сформированной семяпочке нуцеллярный колпачок представлен двумя слоями клеток.

Для семяпочки *Ceratophyllum* характерно образование гипостазы. После оплодотворения она выявляется особенно четко и имеет вид чаши, располагающейся в основании семяпочки. Обычно гипостаза состоит из 3—4 слоев клеток, оболочки которых утолщены. Эти утолщения дают положительную реакцию на пектин, что было выявлено при окрашивании препаратов сафранином. В клетках гипостазы откладывается таннинообразное вещество.

В семяпочке роголистников образуется один прокамбиальный тяж из удлиненных густоплазменных клеток. Элементы ксилемы и флоэмы в нем не диф-

ференцируются. Дорсальный проводящий пучок завязи входит в основание семяпочки и заканчивается на границе с гипостазой.

Таким образом, сформированную семяпочку изученных видов *Ceratophyllum* можно охарактеризовать как висячую, ортотропную, крассинуцеллятную, с одним интегументом, без фуникулуса, с явно выраженной гипостазой и нуцеллярным колпачком.

У исследованных видов роголистника в субэпидермальном слое нуцеллуса семяпочки происходит дифференциация одной либо нескольких (до 8) археспориальных клеток. Некоторые особенности, проявляющиеся в процессе развития многоклеточного археспория, будут отмечены ниже.

Археспориальная клетка выделяется из окружающих клеток нуцеллуса большими размерами и густой цитоплазмой (рис. 2, *2*). Вскоре она делится периклинально, образуя кроющую и спорогенную клетки (рис. 2, *3*). Спорогенная клетка непосредственно становится материнской клеткой мегаспор. Кроющая клетка делится периклинально 1-2 раза, в результате чего мегаспороцит располагается на глубине 2—3 слоев клеток нуцеллуса (рис. 2, *4*). Материнская клетка мегаспор увеличивается в размерах и затем вступает в мейоз (рис. 2, *5*). Самой длительной фазой мейоза является стадия синапсиса (в начале этой стадии происходит лишь заложение интегумента, к концу ее интегумент дорастает почти до середины нуцеллуса семяпочки). Веретено деления в мегаспороците обычно располагается в его верхней части, в результате чего в образующейся диаде мегаспор клетки оказываются неравными (рис. 2, *6*, *7*). Нижняя клетка, как правило, больших размеров и с более крупным ядром, чем верхняя. Ядра обеих клеток диады почти одновременно вступают во второе деление. В нижней клетке перегородка закладывается чаще всего параллельно первой перегородке, в верхней — наклонно. В процессе мейоза образуется линейная тетрада мегаспор. У *C. submersum* наряду с линейной тетрадой встречаются триады мегаспор.

Развитие зародышевого мешка происходит из халазальной мегаспоры. Верхние мегаспоры постепенно дегенерируют и отмирают. Материнская клетка зародышевого мешка располагается на глубине 8—9 слоев нуцеллуса. К моменту деления она значительно увеличивается в размерах и вакуолизируется. Веретено деления находится в центре клетки. В результате деления возникает 2-ядерный зародышевый мешок (рис. 2, *8*, *9*). Сначала ядра лежат близко, затем по мере вакуолизации зародышевого мешка и образования двух крупных вакуолей они расходятся к полюсам.

Развитие зародышевого мешка сопровождается его ростом и разрушением окружающих клеток нуцеллуса. Ко времени второго деления зародышевый мешок роголистников увеличивается в длину почти вдвое. В результате второго митоза возникает 4-ядерный зародышевый мешок (рис. 2, *10*). Сестринские пары ядер располагаются на полюсах и окружены общим слоем цитоплазмы. В процессе развития зародышевого мешка идет дальнейшая его вакуолизация, приводящая к образованию одной большой центральной вакуоли. В результате третьего деления зародышевый мешок становится 8-ядерным (рис. 2, *11*). На последующих этапах формирования зародышевого мешка в нем дифференцируются яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки и двух синергид, центральная клетка с двумя полярными ядрами и три клетки-антиподы (рис. 2, *12—14*). Таким образом, развитие зародышевого мешка у изученных видов *Ceratophyllum* идет по Polygonum-типу.

Зрелый зародышевый мешок находится на глубине 11—12 слоев клеток нуцеллуса. Обычно он расширен в микропилярной части и несколько сужен в халазальной. Следует отметить, что в пределах каждого вида роголистника зародышевые мешки варьируют по форме (от узких длинных до широких коротких) и размерам (от 100 до 175 мкм).

Микропилярную часть зрелого зародышевого мешка занимает яйцевой аппарат (рис. 2, *14*). Яйцеклетка обычно грушевидная, сильно вакуолизированная по периферии, имеет большое ядро с одним ядрышком в апикальной части. Чуть выше яйцеклетки лежат две синергиды. Они грушевидной формы, с небольшими крючковидными выростами, нитчатый аппарат в них отсутствует. Ядра синергид обычно с одним ядрышком и занимают почти центральное поло-

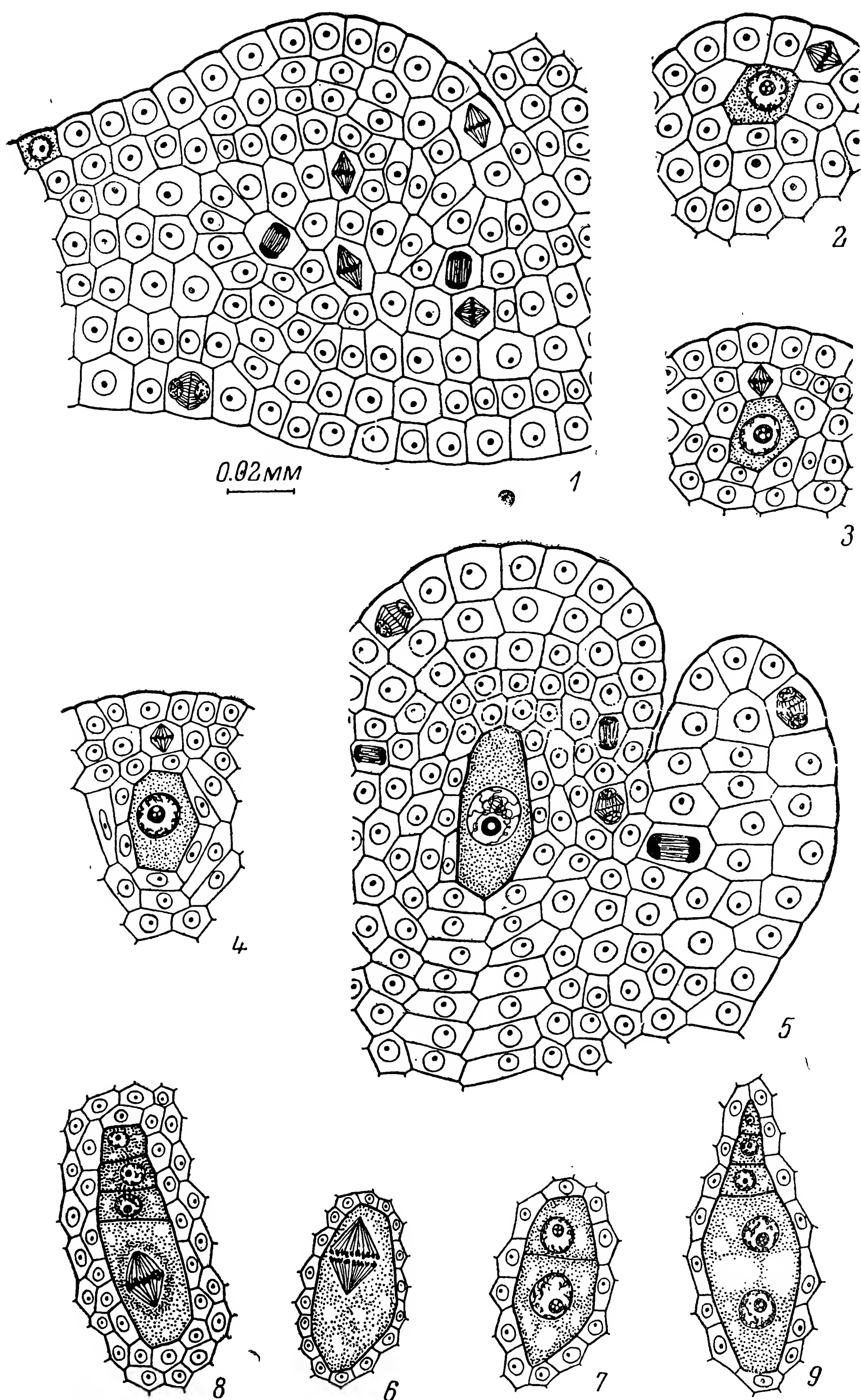


Рис. 2. Развитие семяпочки у *Ceratophyllum*.

1 — зачаток семяпочки на плаценте; *2* — дифференциация археспориальной клетки; *3*, *4* — дальнейшее развитие спорогенной и кроющей клеток; *5* — профаза I мейоза в материнской клетке мегаспор; *6*, *7* — продолжение мегаспорогенеза; *8—14* — развитие зародышевого мешка (*1*, *2*, *5*, *8*, *11* — *C. demersum*; *3*, *4*, *6*, *7*, *9*, *10*, *12—14* — *C. submersum*).

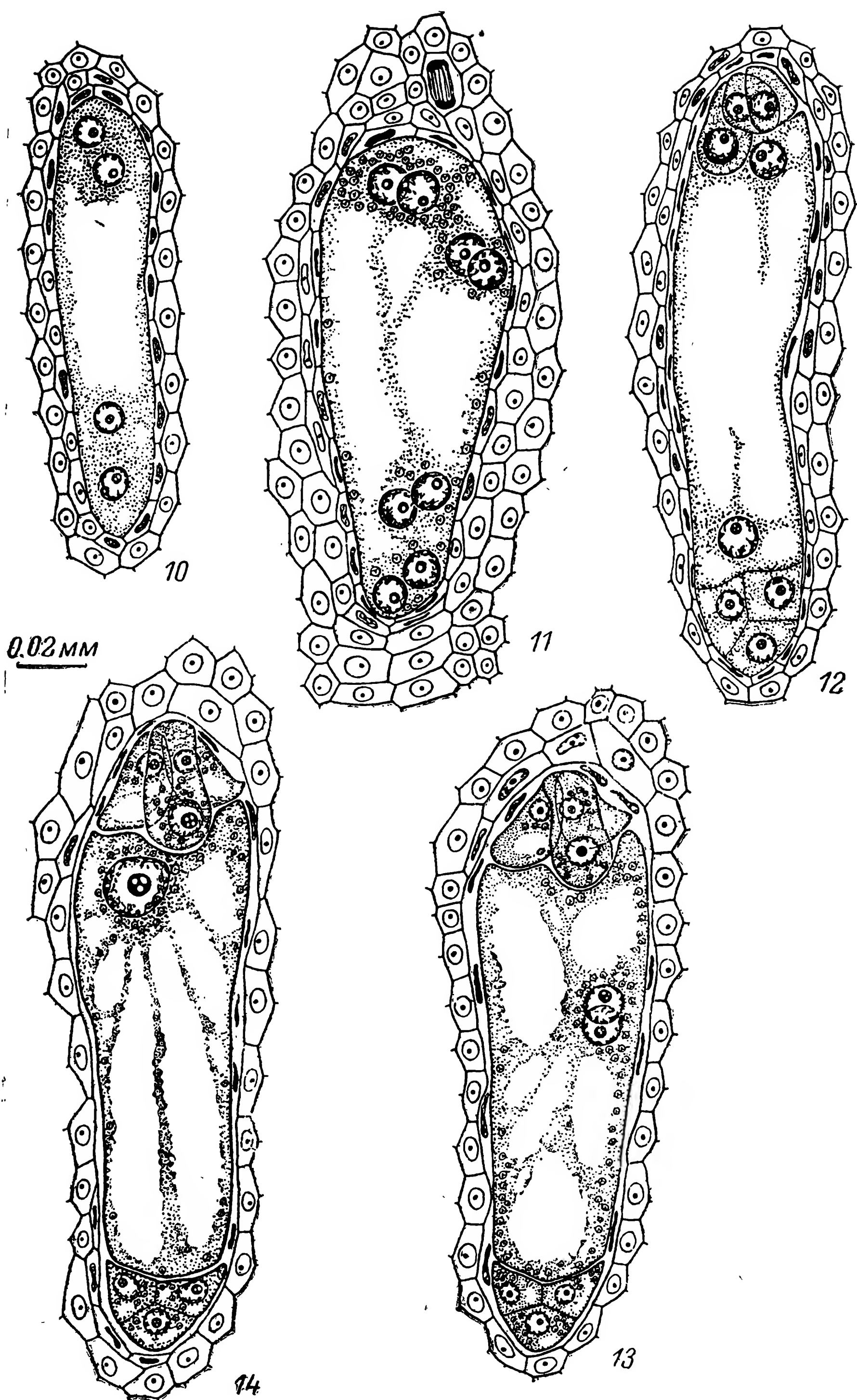


Рис. 2 (*продолжение*).

жение. В апикальной части синергид имеется крупная вакуоль. Антиподы располагаются в халазальной части зародышевого мешка: одна находится в самой нижней его части, две другие лежат над ней. Ядра антипод также с одним ядрышком. В антиподах образуются 2—3 вакуоли, занимающие, как правило, пристенное положение.

Центральная клетка зародышевого мешка очень крупная и сильно вакуолизирована. Полярные ядра располагаются в тяже цитоплазмы, идущем от яйцевого аппарата к антиподам. Их слияние происходит до оплодотворения.

В центральной клетке зародышевого мешка у изученных видов роголистника наблюдалось перемещение полярных ядер относительно яйцевого аппарата и антипод. В сформированном зародышевом мешке одно полярное ядро располагается рядом с антиподами, а второе — около яйцевого аппарата. В дальнейшем ядра перемещаются в середину центральной клетки, занимая при этом пристенное положение. Последующее движение полярных ядер приводит к тому, что они оказываются в микропилярной части зародышевого мешка и лежат одно над другим в направлении его продольной оси. Затем происходит их разворот на 90°, в результате чего они лежат перпендикулярно продольной оси зародышевого мешка. После этого полярные ядра сливаются, образуя вторичное ядро центральной клетки.

В ходе развития зародышевого мешка идет накопление крахмала во всех его элементах. У *C. demersum* этот процесс начинается со стадии 8-ядерного мешка, у *C. submersum* — со стадии сформированного зародышевого мешка. В зрелом зародышевом мешке больше всего крахмала выявляется в яйцеклетке и центральной клетке (рис. 2, *14*).

Отметим некоторые особенности в развитии многоклеточного археспория. Основной является разновременность в прохождении фаз отдельными археспориальными клетками. В мейоз вступают не все сразу материнские клетки мегаспор, а, как правило, лишь одна, которая затем и развивается быстрее всех остальных (рис. 3, *1—3*). Мейоз протекает обычным способом. Образующиеся диады часто отличаются по форме и размерам от диад, возникших в случае одноклеточного археспория. При дифференциации нескольких археспориальных клеток у изученных видов роголистника наблюдается формирование нескольких зародышевых мешков, однако нормального развития достигает лишь один, реже два зародышевых мешка. Остальные зародышевые мешки после 2-, 4-, иногда 8-ядерной стадии постепенно дегенерируют (рис. 3, *4*). Нормально развивающиеся зародышевые мешки отличаются от зародышевых мешков, возникших из одноклеточного археспория, бо́льшими размерами (до 200 мкм в длину и более), более вытянутой формой и отсутствием крахмала (рис. 3, *5*). Иногда в них наблюдаются отклонения в строении и расположении элементов яйцевого аппарата и антипод (рис. 3, *5*).

Nelumbo nucifera

Гинецей лотоса представлен 8 и более плодолистиками, в каждом из которых находится одна семяпочка.

Первые этапы развития семяпочки *N. nucifera* сходны с таковыми у *C. caroliniana*. Сформированная семяпочка лотоса анатропная, крассинуцеллятная, имеет два интегумента, фуникулус, нуцеллярный колпачок и гипостазу. Интегументы закладываются на стадии формирования мегаспороцита (2—3 слоя париетальной ткани) (рис. 4, *2*, *3*). На стадии зрелого зародышевого мешка (рис. 4, *4*) наружный интегумент состоит из 20—25, внутренний — из 7—10 слоев клеток. Микропиле образовано только внутренним интегументом. Нуцеллярный колпачок представлен 4—5 слоями вакуолизированных клеток. Клетки, между которыми проходит пыльцевая трубка, значительно крупнее остальных. Мы установили наличие гипостазы в семяпочке лотоса, которая образована удлиненными густоплазменными клетками. Имеется обтуратор фуникулярного происхождения, кольцеобразно окружающий основание семяпочки. Его клетки (2—3 слоя) округлой формы, заполнены секретом.

Проводящие пучки семяпочки до оплодотворения представлены прокамбиальными тяжами клеток и лишь отдельными члениками спиральных сосудов.

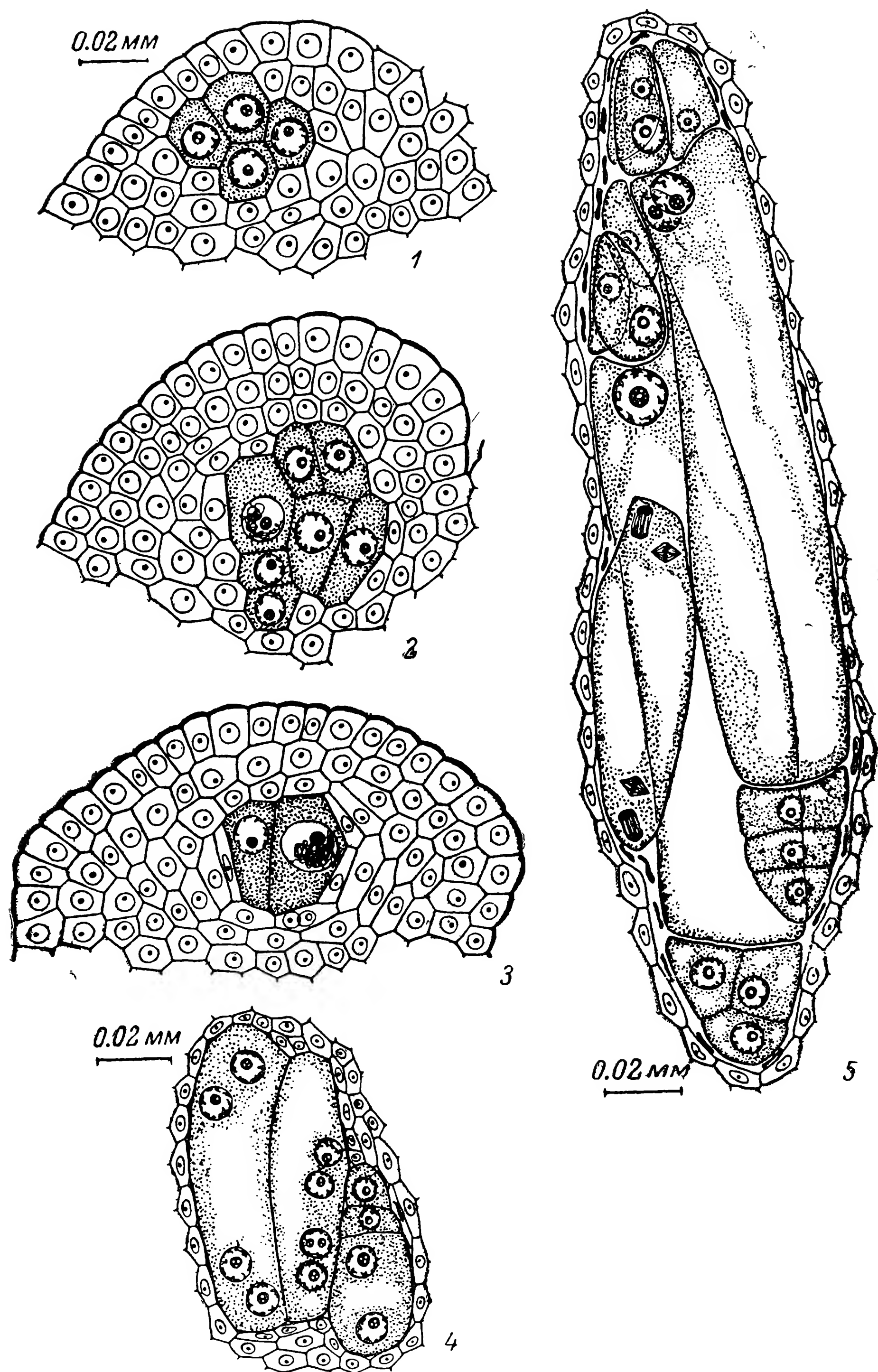


Рис. 3. Развитие многоклеточного археспория у *Ceratophyllum*.

1 — дифференциация археспориальных клеток; *2*, *3* — дальнейшее развитие спорогенных и кроющих клеток; *4*, *5*, — формирование зародышевых мешков (*1*, *3*, *5* — *C. submersum*; *2*, *4* — *C. demersum*).

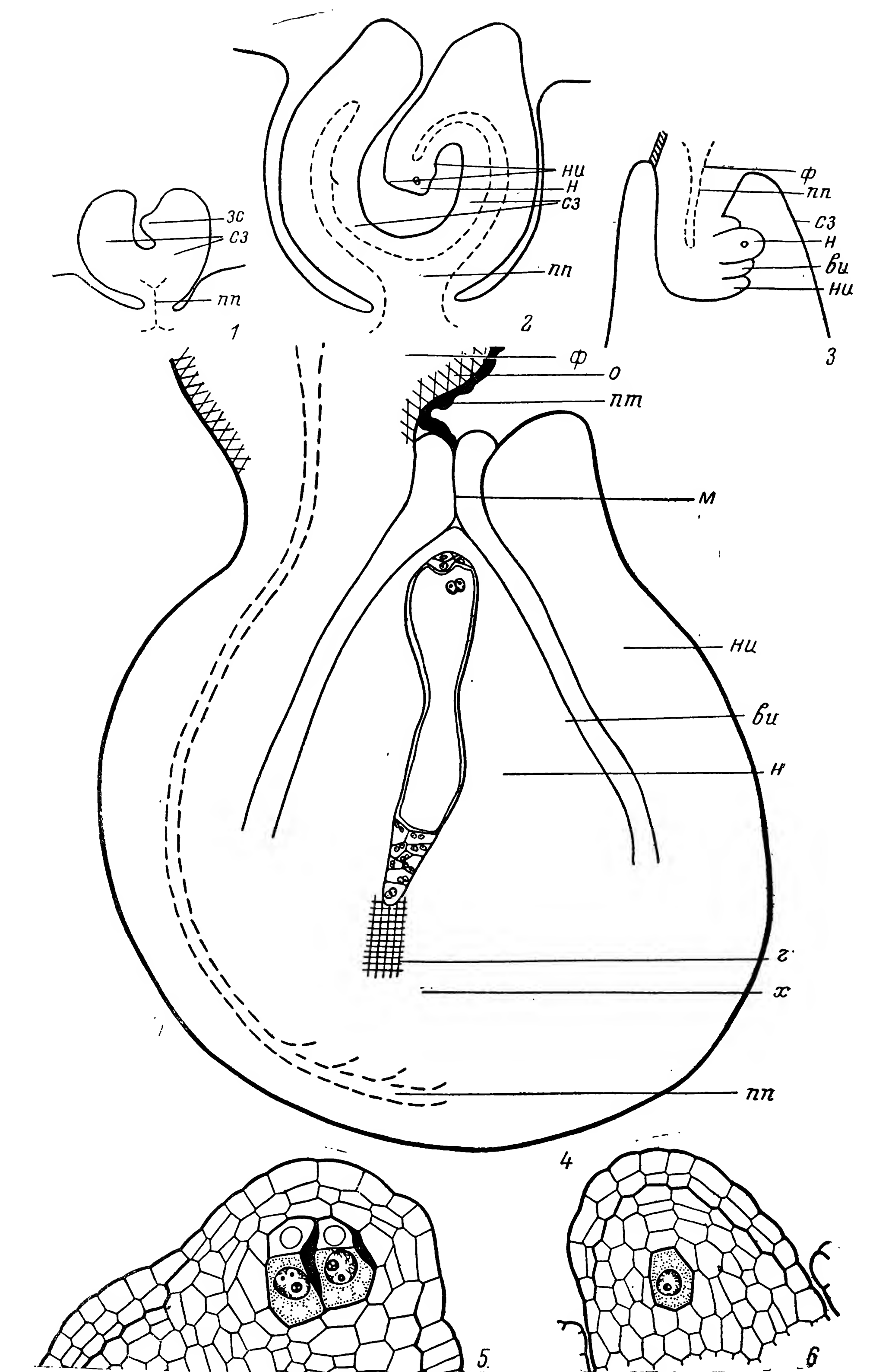


Рис. 4. Развитие семяпочки у *Nelumbo nucifera.*

1—4 — схемы строения семяпочки и завязи на стадиях: *1* — меристематического бугорка, *2* — формирования спорогенной и кроющей клеток, *3* — мегаспороцита, *4* — зрелого зародышевого мешка; *5* — дифференциация двух спорогенных клеток; *6* — спорогенная клетка, преобразующаяся в материнскую клетку мегаспор; *7* — зародышевый мешок в процессе созревания; *8* — зрелый зародышевый мешок (*сз* — стенка завязи, *зс* — зачаток семяпочки, *г* — гипостаза, *пт* — пыльцевая трубка, *о* — обтуратор. Остальные обозначения, как на рис. 1).

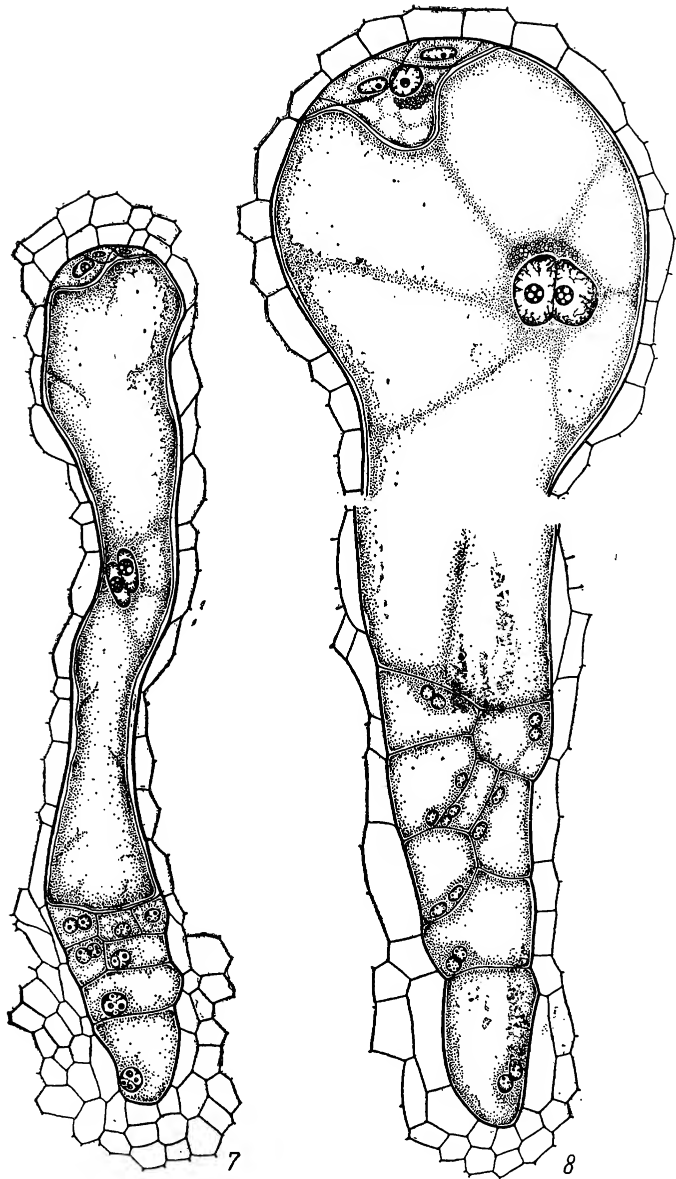


Рис. 4 (*продолжение*).

После оплодотворения возрастает толщина прокамбиальных тяжей, увеличиваются длина и число трахеальных элементов. В сформированной семяпочке проводящая система образована тремя пучками, которые проходят через фуникулус и разветвляются в халазальной части.

В гиподермальном слое нуцеллуса обычно дифференцируется одна археспориальная клетка. Отмечены случаи формирования двух археспориальных клеток, развитие которых прослежено до стадии спорогенных клеток (рис. 4, *5*). Археспориальная клетка делится периклинально, образуя кроющую и спорогенную клетки. Первая делится как периклинально, так и антиклинально, формируя париетальную ткань из 4—5 слоев. Спорогенная клетка удлиненной формы увеличивается в размерах и становится материнской клеткой мегаспор (рис. 4, *6*). В дальнейшем образуется линейная тетрада мегаспор.

Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры. В результате трех последовательных митозов формируется 8-ядерный зародышевый мешок Polygonum-типа. Зрелый зародышевый мешок длинный, в микропилярной

части расширен. Яйцеклетка имеет «сидячую» форму и ядро с крупным ядрышком. Синергиды вытянутой формы, сильно вакуолизированы, без нитчатого аппарата. Полярные ядра сначала локализуются в узкой части зародышевого мешка, к моменту оплодотворения перемещаются в его расширенную микропилярную зону. До оплодотворения они сближены, но слияние не происходит. Полярные ядра значительно крупнее ядер яйцевого аппарата, имеют большое ядрышко (рис. 4, *7*, *8*). Антиподы 2-ядерные, сильно вакуолизированные, число их может достигать 10. В ходе оплодотворения они увеличиваются в числе (более 10) и становятся многоядерными (2—5 ядер). В антиподах, находящихся в самой нижней части зародышевого мешка, наблюдается образование крупных ядер, возникших, вероятно, путем слияния более мелких (рис. 4, *7*, *8*). Дегенерация антипод происходит на стадии многоклеточного проэмбрио.

Обсуждение результатов исследования

Результаты сравнительно-эмбриологического исследования женских эмбриональных структур у *Cabomba caroliniana*, *Ceratophyllum demersum*, *C. submersum* и *Nelumbo nucifera*, а также анализ имеющейся литературы позволили выявить как общие закономерности, так и специфические черты для нимфейных и лотосовых.

Большинству родов свойственна висячая крассинуцеллятная анатропная семяпочка. Исключение составляют роды *Barclaya* (Батыгина и др., 1980) и *Ceratophyllum*, у которых мы обнаружили ортотропную семяпочку. Однако следует отметить, что в литературе имелись противоречивые сведения относительно типа семяпочки у роголистника. M. Schleiden (1837), A. Eichler (1878), E. Strasburger (1902), A. Jedrychowska, A. Sroczynska (1934) и другие авторы описывали семяпочку как ортотропную, в то время как J. Hutchinson (1926), R. Sastri (1955), E. Corner (1976) — как анатропную. Мы присоединяемся к точке зрения тех исследователей, которые определили ее как ортотропную.

У большинства видов нимфейных и лотосовых семяпочка с двумя интегументами. Микропиле обычно длинное и образовано только внутренним интегументом. Исключение составляет род *Ceratophyllum*, в семяпочке которого имеется лишь один интегумент, состоящий из 5—6 слоев в основании и 1 слоя в верхней части. Отметим, что наружный интегумент представлен 2—3 слоями у *Cabomba*, 3—4 — у *Brasenia*, 4 — у представителей сем. *Nymphaeaceae*, 20—25 — у *Nelumbo*; внутренний интегумент 2—4-слойный у *Cabomba*, 2—5-слойный — у *Brasenia*, 2-слойный — у представителей сем. *Nymphaeaceae*, 7—10-слойный — у *Nelumbo* (Khanna, 1964, 1965, 1967; Gupta, Ahluwalia, 1979). Отмечены значительные изменения в интегументах в процессе развития семяпочки. Например, у лотоса сразу же после оплодотворения в клетках наружного интегумента появляется крахмал. К моменту дифференциации проводящей системы в семядолях зародыша внутренний интегумент начинает дегенерировать, тогда как в наружном в этом время накапливается большое количество крахмала. Кроме того, в последнем, так же как и в халазальной части семяпочки, образуются воздушные полости, что несомненно связано с экологией этого растения.

В семяпочке исследованных нами видов были обнаружены некоторые структуры, не отмеченные предыдущими авторами. Так, было установлено, что у *Cabomba*, *Ceratophyllum*, *Nelumbo* имеются нуцеллярный колпачок и гипостаза, у *Cabomba* — оперкулум, у *Nelumbo* — обтуратор, а у *Barclaya* — железистый ариллус. Последний обычно полупрозрачный, состоит из 2 слоев, между которыми заключены воздушные пузырьки, обеспечивающие плавучесть семян. Нуцеллярный колпачок также присущ семяпочке *Nuphar* (Батыгина и др., 1980), а оперкулум — семяпочке *Brasenia* (Khanna, 1965). Гипостаза у роголистника имеет специфическое чашеподобное строение, сходное с таковым у *Brasenia*. У бразении ее клетки густоплазменны и их стенки кутинизированы. В клетках гипостазы откладывается танниноподобное вещество. Гипостаза лотоса представлена удлиненными густоплазменными клетками, которые в ходе оплодотворения увеличиваются в размерах. Непосредственный ее контакт с многоядерными антиподами, с одной стороны, и близкое расположение к проводящей системе в халазальной части семяпочки, с другой, позволяют

предположить, что она выполняет функцию транспорта и переработки питательных веществ, поступающих в зародышевый мешок.

Для семяпочки большинства видов нимфейных и лотосовых характерен фуникулус, короткий и массивный у *Cabomba*, *Euryale*, *Nelumbo*, *Victoria*, длинный и тонкий у *Nymphaea*. У *Ceratophyllum* фуникулус отсутствует, имеется плацентохалаза, что нами было впервые описано. В этом плане семяпочка роголистников сходна по строению с семяпочкой злаков, у которых плацентохалаза была первоначально обнаружена (Александров и др., 1944; Батыгина, 1974, и др.).

При изучении генезиса семяпочки нам удалось детально проследить ход и строение проводящих пучков. Так, у лотоса три проводящих пучка проходят через фуникулус и разветвляются в халазальной части семяпочки. До оплодотворения они образованы главным образом прокамбиальными тяжами клеток и лишь отдельными элементами спиральных сосудов. После оплодотворения возрастает толщина прокамбиальных тяжей, увеличиваются длина и число сосудов. Проводящая система семяпочки кабомбы, а также видов кувшинковых представлена одним пучком, который заканчивается в ее халазальной части. Перед оплодотворением в проводящем пучке дифференцируются элементы спиральных сосудов. Особенностью строения проводящей системы семяпочки роголистника является то, что проводящий пучок завязи входит непосредственно в основание семяпочки. Он образован лишь прокамбиальными тяжами удлиненных густоплазменных клеток. Дифференциация проводящих элементов в нем не происходит.

Нуцеллус семяпочки нимфейных и лотосовых обычно массивный и после оплодотворения функционирует как перисперм, где накапливается большое количество крахмала. Исключение составляют *Nelumbo* и *Ceratophyllum*, у которых перисперм отсутствует. Уникальной особенностью развития нуцеллуса *C. caroliniana*, как считают M. Ramji и D. Padmanabhan (1965), является его рост за счет активности базальной меристемы. Результаты нашего исследования генезиса семяпочки этого вида согласуются с этими данными.

До настоящего времени считалось, что археспорий в семяпочке представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* одноклеточный. Правда, отмечались отдельные случаи дифференциации двух археспориальных клеток у *Nelumbo* (York, 1904), *Cabomba* (Nitzschke, 1914), *C. submersum* (Jedrychowska, Sroczynska, 1934). Нами установлено, что у *Cabomba caroliniana*, *Nelumbo nucifera*, а также изученных видов *Ceratophyllum* наряду с одноклеточным встречается многоклеточный археспорий (2 клетки — у *Nelumbo*, 2—3 — у *Cabomba* и 2—8 — у *Ceratophyllum*). Нам удалось проследить генезис нескольких археспориальных клеток у кабомбы до стадии диады мегаспор, у роголистников — стадии зрелого зародышевого мешка. Полученные данные подтверждают сведения Nitzschke (1914) и Jedrychowska, Sroczynska (1934), которые указали в качестве единичных случаев на наличие более двух археспориальных клеток в нуцеллусе. Следует заметить, что в более поздних работах, посвященных развитию семяпочки *C. caroliniana* (Ramji, Padmanabhan, 1965; Padmanabhan, 1970), факт присутствия нескольких археспориальных клеток не отмечался.

Время дифференциации археспориальной клетки в семяпочке разных видов нимфейных и лотосовых различно. У роголистника и лотоса она обнаруживается, когда в семяпочке еще нет интегументов, у кабомбы — с момента заложения интегументов. Различно и число слоев клеток париетальной ткани: у *Cabomba* — 2, *Nelumbo* — 4—5, *Ceratophyllum* — 11—12.

Большинству представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* присуща линейная тетрада мегаспор. Наряду с этим отмечаются и Т-образные тетрады. Особенностью мегаспорогенеза у *Cabomba caroliniana* является отсутствие деления в апикальной клетке диады, которая вскоре дегенерирует.

Согласно данным Nitzschke (1914), Ramji, Padmanabhan (1965), Padmanabhan (1970), зрелый зародышевый мешок *Cabomba caroliniana* представлен яйцевым аппаратом, состоящим из яйцеклетки и синергид с нитчатым аппаратом, центральной клеткой и тремя антиподами. Антиподы эфемерны, полярные ядра сливаются до оплодотворения. Следует отметить, что генезис зародышевого мешка вышеуказанными авторами детально не прослежен. Исследование,

проведенное нами, позволило обнаружить своеобразное развитие зародышевого мешка у *C. caroliniana*. На стадии 2-ядерного зародышевого мешка ядра расходятся к полюсам. Халазальное ядро, по-видимому, дегенерирует, причем столь быстро, что не удается наблюдать последовательные стадии дегенерации. Микропилярное ядро претерпевает два митоза, в результате чего образуется 4-ядерный зародышевый мешок, в котором затем формируются яйцеклетка, две синергиды и центральная клетка с одним полярным ядром. Нитчатый аппарат в синергидах нами не был обнаружен.

Таким образом, зародышевый мешок *C. caroliniana* моноспорический, число митозов от момента образования мегаспороцита до дифференциации яйцеклетки равно 5, что соответствует типу Polygonum (Романов, 1971). Однако развитие зародышевого мешка имеет ряд особенностей: изначально биполярный зародышевый мешок становится униполярным вследствие депрессии его халазальной зоны, начиная с 2-ядерной стадии. Романов (1963, 1965) считает, что «зона депрессии», как и время ее проявления в процессе развития семяпочки, у разных видов различна и зависит от цитоплазматического градиента в зародышевом мешке. По его мнению, это проявляется в резком изменении состояния цитоплазмы, которое обусловливает депрессию халазальной части зародышевого мешка, выражающуюся в подавлении нормального митотического цикла и появлении аномальных митозов в халазальном ядре. Как известно, для многих представителей покрытосемянных, в частности лилейных, аномальное поведение халазальных ядер является их специфической особенностью.

Полученные данные с учетом литературы позволили выявить сходство и различия в генезисе семяпочки, а также внести некоторые уточнения в характеристику отдельных эмбриональных признаков нимфейных и лотосовых. Мы полагаем, что результаты исследования, приведенные в настоящей работе, вместе с данными, изложенными в предыдущих статьях, помогут решить спорные вопросы систематики и филогении этих растений.

Авторы выражают искреннюю благодарность З. И. Никитичевой за ценные советы и замечания, высказанные при подготовке статьи к печати.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., Александрова О. Г., Яковлев М. С. (1944). О характерных чертах морфологии плода злаков типа маиса (*Zea mays* L.). Сов. бот., 6. — Батыгина Т. Б. (1974). Эмбриология пшеницы. Л., Колос. — Батыгина Т. Б. (1981а). О положении нимфейных и лотосовых в системе покрытосеменных растений (по данным эмбриологии). Тез. VI Московск. совещ. филоген. раст., М. — Батыгина Т. Б. (1981б). Сем. *Cabombaceae*. В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых, 1. Л., Наука. — Батыгина Т. Б. (1981в). Сем. *Nelumbonaceae*. В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых, 1. Л., Наука. — Батыгина Т. Б. (1981г). Сем. *Nymphaeaceae*. В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых, 1. Л., Наука. — Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. (1981). Культивирование in vitro зародышей и семяпочек лотоса, изолированных на разных стадиях развития. Физиол. раст., 28, 2. — Батыгина Т. Б., Кравцова Т. И., Шамров И. И. (1980). Сравнительная эмбриология представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales*. Бот. ж., 65, 8. — Батыгина Т. Б., Шамров И. И. (1981а). Сем. *Ceratophyllaceae*. В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых, 1. Л., Наука. — Батыгина Т. Б., Шамров И. И. (1981б). Эмбриология нимфейных и лотосовых. I. Развитие пыльника. Бот. ж., 66, 12. — Навашин М. С. (1936). Методика цитологического исследования для селекционных целей. М.; Л., Сельхозгиз. — Романов И. Д. (1963). Аномальные митозы и цитоплазматический градиент в зародышевых мешках некоторых цветковых растений. I. Виды *Rhinopetalum* и *Erythronium sibiricum*. Цитология, 5, 6. — Романов И. Д. (1965). Аномальные митозы и цитоплазматический градиент в зародышевых мешках некоторых цветковых растений. II. Виды *Tulipa*. Цитология, 7, 1. — Романов И. Д. (1971). Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений. В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев, Наукова думка. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1980). Введение. В кн.: Жизнь растений, 5. М., Просвещение. — Шамров И. И. (1980). Некоторые данные по антэкологии *Ceratophyllum*. Бот. ж., 65, 5. — Шамров И. И. (1981). Особенности развития пыльника у *Ceratophyllum demersum* и *C. pentacanthum* (*Ceratophyllaceae*). Бот. ж., 66, 10. — Corner E. J. (1976). The seeds of dicotyledons, 1—2. Cambridge. — Eichler A. W. (1878). Blüthendiagramme, 2. Leipzig. — Gupta S. C., Ahluwalia B. (1979). The anther and ovule of *Nelumbo nucifera*. A reinvestigation. J. Ind. Bot. Soc., 58, 2. — Gupta S. C., Ahuja R. (1967). Is *Nelumbo* a monocot.? Naturwiss., 54, 18. — Hutchinson J. (1926). The families of flowering plants, 1—2. Oxford. — Jedrychowska A., Sroczyńska A. (1934). On the cytology and embryology of *Ceratophyllum submersum*. Acta Soc. Bot. Polon., 11, 4. — Johansen D. A.

(1950). Plant embryology. Chronica Botanica. Waltham. — K h a n n a P. (1964). Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. I. *Euryale ferox* Salisb. Proc. Ind. Acad. Sci., 59, 4. — K h a n n a P. (1965). Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. II. *Brasenia schreberi* Gmel. and *Nelumbo nucifera* Gaertn. Austral. J. Bot., 13, 3. — K h a n n a P. (1967). Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. III. *Victoria cruciana* D'Orb. and *Nymphaea stellata* Willd. Bot. Mag., 80, 950. — L y o n H. L. (1901a). Observations on the embryogeny of *Nelumbo*. Repr. Minn. Bot. Stud., 2, 5. — L y o n H. L. (1901b). Preliminary note on the embryology of *Nelumbo*. Science, 13. — N i t z s c h k e J. (1914). Beiträge zur Phylogenie der Monokotylen, gegründet auf der Embryosackentwicklung apocarper Nymphaeaceen und Helobien. Beitr. Biol. Pflanz., 12. — P a d m a n a b h a n D. (1970). *Nymphaeaceae*. Bul. Ind. Nat. Sci. Acad., 41. — R a m j i M. V., P a d m a n a b h a n D. (1965). Developmental studies on *Cabomba caroliniana* Gray. I. Ovule and carpel. Proc. Ind. Acad. Sci., 62B. — S a s t r i R. L. (1955). The embryology of *Ceratophyllum demersum* L. Proc. Ind. Sci. Congr., 3. — S c h l e i d e n M. I. (1837). Beiträge zur Kenntnis der *Ceratophyllum*. Linneaea, 11. — S t r a s b u r g e r E. (1902). Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. Wiss. Bot., 37, 3. — W h e e l e r R. K., L y e K. A. (1975). Seedlings of *Nymphaeaceae*. Bot. J. Linn. Soc., 70, 3. — Y o r k H. H. (1904). The embryo sac and embryo of *Nelumbo*. Ohio Nat., 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 X 1981.

SUMMARY

The terms «developed embryo sac» and «mature embryo sac» are discussed.

On the basis of the comparative-embryological investigation taking into account the earlier published data, general regularities and specific features that characterize the ovule of the *Nymphaeales* and *Nelumbonales* have been established. The following features in common have been listed: mainly pendulous anatropous crassinucellate ovule with two integuments; mostly unicellular archesporium, linear tetrad of megaspores, Polygonum-type of the embryo sac; the presence of nucellar cap and hypostasis. The differences are those concerning the number of layers of the parietal tissue in the ovule; the number of cell layers and the structure of integuments (the presence of the operculum); the time of differentiation of the archesporial cell and the rate of its further development; the presence (or absence) of the multicellular archesporium; the degree of the development of the ovule nucellus and the presence of perisperm; the structure of the conducting system of the ovule; the structure of antipodes in the mature embryo sac; conjugation of the development of the particular ovule structures. Some amendments have been made concerning the characteristics of the ovule of the *Nymphaeales* and *Nelumbonales*: the presence of multinuclear antipodes and the obturator (*Nelumbo*), and of placento-chalaza and the absence of differentiation in the conducting bundle of the ovule (*Ceratophyllum*), the presence of the multicellular archesporium (*Cabomba*, *Ceratophyllum*, *Nelumbo*), peculiar development of the embryo sac of *Cabomba caroliniana* according to the Polygonum-type. The characters presented together with some other ones may be used for the systematic aids.

УДК 582.662 (517.3)

И. В. Борисова, К. И. Анисимова, З. Г. Беспалова, Н. И. Бобровская, Т. И. Казанцева, Т. А. Попова, Н. Н. Слемнев

SALSOLA PASSERINA (CHENOPODIACEAE) В СЕВЕРНОЙ ГОБИ (МНР)[1]

I. V. BORISOVA, K. I. ANISIMOVA, Z. G. BESPALOVA, N. I. BOBROVSKAJA, T. I. KAZANTSEVA, T. A. POPOVA, N. N. SLEMNEV. *SALSOLA PASSERINA* (*CHENOPODIACEAE*) IN THE NORTHERN GOBI (MONGOLIA)

Проведено комплексное изучение *Salsola passerina*, включающее систематическое положение, ареал, фитоценотическую роль, биолого-морфологические особенности, водный режим, фотосинтез, продуктивность, химический состав и хозяйственную ценность растения, охарактеризована его экобиоморфа. Рассмотрены основные причины, не позволяющие занять этому виду доминирующее положение в условиях брахантемово-реомюриевого сообщества.

Солянка воробьиная *Salsola passerina* Bunge — одно из основных пастбищных растений пустыни Гоби. Ее кормовое значение здесь крайне велико (Юнатов, 1954). Большой теоретический и практический интерес представляет выяснение комплекса признаков, которые обеспечили ей возможность существования, а на большей части ареала — и процветания в суровых пустынных условиях. Изучение биолого-морфологических и эколого-физиологических особенностей, продуктивности и химического состава *S. passerina* было проведено в 1970—1978 гг. на Булганском пустынно-степном стационаре, в урочище Баян-Дзаг (Южно-Гобийский аймак МНР).

Природные условия стационара рассмотрены во многих работах (Гордеева, 1972, 1974; Береснева, 1974; Умаров, Якунин, 1974; Борисова и др., 1976; «Пустынные степи. . .», 1980, и др.).

Участок брахантемово-реомюриевой с кустарниками остепненной пустыни, где проводились наблюдения, расположен на выровненной части днища котловины Баян-Дзаг. Почва бурая остепненнопустынная солонцеватая пестрого механического состава и строения. Растительность сильно разрежена (проективное покрытие в среднем составляет всего 10%). Доминируют полукустарнички *Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim. и *Brachanthemum gobicum* Krasch. Содоминанты — кустарники *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge и *Zygophyllum xanthoxylon* Maxim. *Salsola passerina* — один из ассектаторов сообщества. Численность ее невелика — в среднем по участку 0.05 экз/м^2 (1 экз. на 20 м^2), в разных пятнах мозаики — от 0.02 до 0.1 экз./м^2. Погодичные флуктуации численности не отмечены (Борисова, Санжид, 1978).

Характерной особенностью климатических условий Северной Гоби является крайняя неравномерность выпадения осадков как по сезонам, так и в разные годы. Среднее многолетнее количество осадков в Булган-сомоне — 117.3 мм, причем аномалии в разные по увлажнению годы составляют 51 (59.5 мм — 1970 г.)—144 (169.2 мм — 1973 г)%.

Salsola passerina Bunge s. str. (монгольское название — борбудургана) — представитель сем. *Chenopodiaceae*, относится к секции *Belanthera* Iljin рода

[1] По материалам работ Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции.

Salsola L. (Грубов, 1966).[2] Центральногобийско-алашаньский вид (Лавренко, 1980). Основной район распространения в Монголии — Алашаньская Гоби. Западнее массово встречается до р. Туин-Гол, оз. Орок-Нур и хр. Тост-Ула, менее обильна в Гобийском Алтае, где доходит до восточной оконечности магистральной цепи Монгольского Алтая (по подгорным и внутригорным равнинам).[3] Изолированный участок ее обитания находится в Убсунурской депрессии (Юнатов, 1954). Здесь отмечена *S. passerina* Bunge var. *minor* Grub. (Грубов, 1966). Карты ареала *S. passerina* приведены в работах А. А. Юнатова (1954) и В. И. Грубова (1966). На большей части ареала *S. passerina* является доминирующим растением в пустынно-степной и пустынной зонах. Растет она по пологим склонам и низинам на суглинистых и глинистых почвах, сильно солонцеватых и солонцах (типичных солончаков не выносит). Образует чистые заросли, либо ее содоминантами являются ковыльки (*Stipa glareosa* P. Smirn., *S. gobica* Roshev.), *Anabasis brevifolia* C. A. Mey., *Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim., *Potaninia mongolica* Maxim. (Юнатов, 1954).

S. passerina — полукустарничек, достигающий на Баян-Дзаге 3—15 см, в других местообитаниях, по сведениям Юнатова, — 20—25, а на юге Алашаньской Гоби — 50 см высоты. Корневая система стержневого типа. Корни солянки воробьиной на Баян-Дзаге, по наблюдениям Ц. Даважамца, проникают в почву до глубины 70 см. Побеги тонкие, хрупкие, листья короткие (1—2 мм) шиловидные, суккулентные, трехгранные, в их пазухах сидят шаровидные почки-побеги. Цветки располагаются также в пазухах листьев. Плоды имеют небольшие крыловидные выросты. Все стебли и листья покрыты прозрачными голубовато-серыми двухконечными чешуйками (Грубов, 1966).

Растение начинает вегетировать в мае, заканчивает в октябре. Зимует с открытыми зелеными шаровидными почками-побегами. Цветение продолжается в благоприятные годы 3 месяца (конец мая или начало июня—начало сентября), в сухие годы цветет с перерывами дважды или трижды, но во второй и третий раз менее интенсивно, чем в первый. Такая растянутость цветения ценопопуляции в целом связана с неодновременным зацветанием и окончанием цветения разных особей, а также с длительным цветением одних и тех же особей.

Цветки солянки воробьиной протерогиничны — рыльце распускается на 2—4 дня раньше, чем начинают пылить тычинки. Пыление длится 1—1.5 дня (Беспалова, 1974). Цветки изредка посещают насекомые — мелкие пчелы, осы и моли. Возможно, переопылению (гейтеногамии) способствуют и ящерицы. В основном же это растение является анемофилом-автогамом. Цветение протекает не только длительно, но и вяло (побег с 17 цветками цвел в течение месяца). Плоды не всегда завязываются. Многие генеративные побеги (до 30%) обламываются ветром или засыпаются песком. В почве запас живых семян невелик (13 семян/м^2 в 1971 г.). По способу распространения зачатков солянка воробьиная — гемианемохор.

Ценопопуляция *S. passerina* на исследованном участке представлена не всеми возрастными состояниями. Ее всходы и ювенильные особи не встречены, а виргинильные — очень редки (0.002 экз/м^2). Высота последних еще небольшая (табл. 1). Боковые побеги отходят от основания материнского, отмерших побегов мало, куст плотный. Молодые генеративные особи также встречаются редко (0.003 экз/м^2). Высота, диаметр кроны, число и длина побегов у них увеличиваются в среднем примерно вдвое по сравнению с виргинильными растениями (табл. 1). Многие кусты присыпаны песком. Отмерших побегов мало, начинают формироваться многолетние ветви. Средневозрастные генеративные особи немногочисленны (0.014 экз/м^2). Отличаются от предыдущих несколько бо́льшими средними размерами и значительно бо́льшим числом побегов.

В кроне куста взрослых особей различаются удлиненные вегетативные и удлиненные генеративные годичные побеги. Генеративные побеги разнообразны по строению (рис. 1). Цветочные клубочки, состоящие из двух прицветников

---

[2] В. П. Бочанцев (1969) выделил новую секцию *Malpigipila* Botsch., куда в качестве подвида *S. gemmascens* отнес и *S. passerina* (*Salsola gemmascens* Pall. ssp. *passerina* (Bunge) Botsch.).

[3] В настоящее время обнаружены более северные ее местообитания: в районе сомона Тайшир и оз. Дзерген-Нур (устное сообщение В. И. Грубова).

ТАБЛИЦА 1

Некоторые биометрические показатели разновозрастных особей *Salsola passerina* (1972 г.)

Возрастное состояние особей	Размеры куста, см		Число побегов		Длина побегов, см	
	высота	диаметр кроны	вегетативных удлиненных	генеративных удлиненных	вегетативных удлиненных	генеративных удлиненных
Виргинильные	3—4 (3.5)	5—8 (6.5)	13—21 (17)	Нет	1—4 (2.3)	Нет
Генеративные						
молодые	3—13 (6.9)	6—15 (11.2)	8—67 (30.1)	1—29 (5.3)	1—14 (4.2)	1—10 (4.3)
средневозрастные	4—14 (8.5)	12—42 (19.9)	14—150 (57.5)	1—45 (16.8)	2—11 (4.9)	1—27 (4.7)
стареющие	6—15 (8.8)	12—30 (21.0)	20—143 (69.8)	1—28 (12.5)	1—14 (4.6)	2—14 (4.8)
старые	6—14 (9.7)	9.5—34.5 (20.0)	11—122 (47.4)	1—19 (6.8)	1—19 (5.6)	1—23 (5.3)
Сенильные	10 (10)	10.5—20.5 (15.5)	23—26 (24.5)	Нет	2—9 (4.6)	Нет

Примечание. В скобках приведены средние значения.

и цветка, могут располагаться в пазухах листьев любой части годичного побега или по всему побегу. В пазухах листьев вегетативных годичных побегов и (местами) генеративных сидят шаровидные укороченные вегетативные побеги — брахибласты, называемые обычно «почками» (Юнатов, 1954; Грубов, 1966). Они несут 4—5 мелких (1—2 мм) листьев таких же размеров и формы, что и листья материнского побега. Среди них есть побеги обогащения (те, что расположены в средней и верхней частях материнского побега), остальные на следующий год или позднее образуют удлиненные побеги, либо вегетативные,

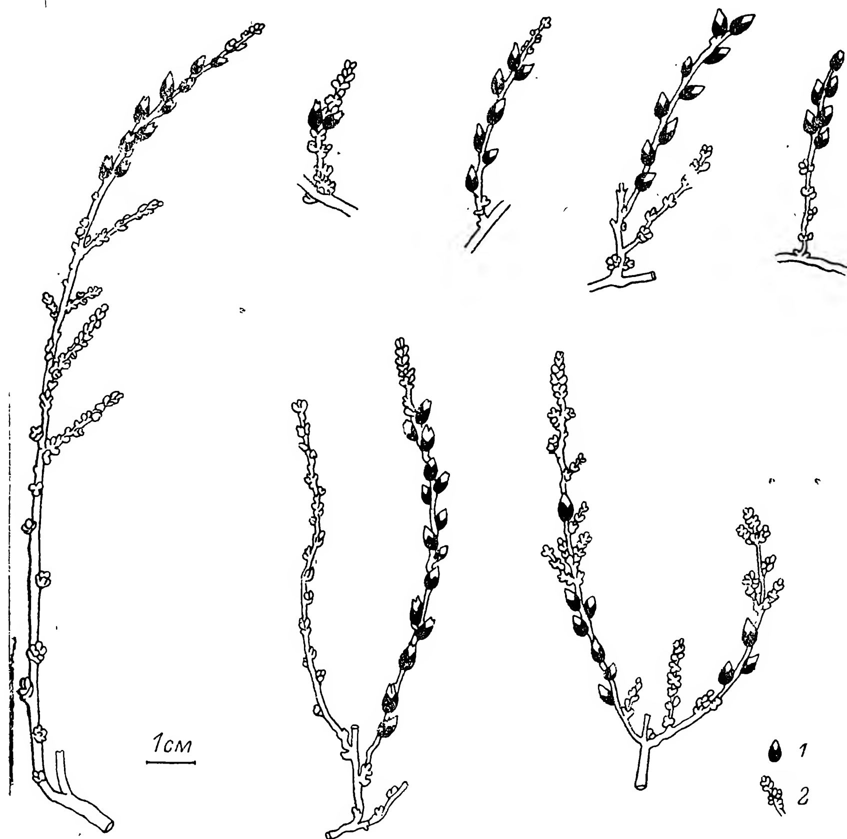


Рис. 1. Разнообразие генеративных побегов *Salsola passerina*. Рис. З. Г. Беспаловой.
1 — цветок, 2 — вегетативный побег.

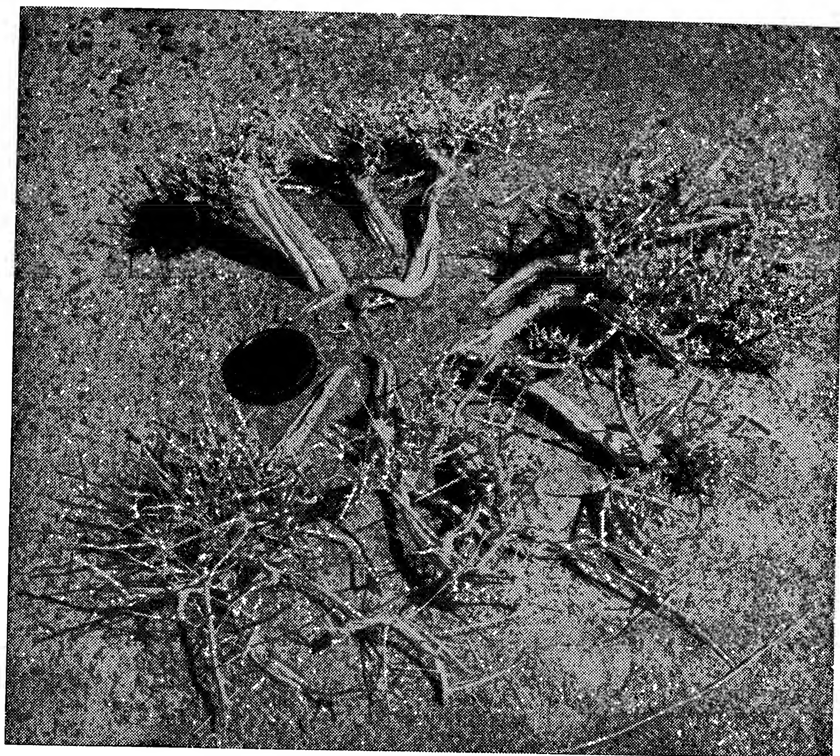


Рис. 2. Старая особь *Salsola passerina* (хорошо видны отдельные партикулы). Фот. З. Г. Беспаловой.

либо генеративные. Осенью или к весне верхние участки удлиненных побегов отмирают. В прирост остается 10—20% их длины, или $^1/_8$—$^1/_6$ часть. Ветвление осуществляется в основании побега (базитонное усиление). Основа куста в молодом возрасте компактная, в старом — очень рыхлая из-за сильной партикуляции (рис. 2).

У средневозрастных особей начинают оформляться партикулы (1—3). Центральная часть куста часто засыпается песком. У больших кустов (диаметром до 20 см) в центре начинают просвечивать голые пятна.

Стареющие генеративные особи встречаются уже чаще (0.021 экз/м²). Их кусты несколько большего размера, чем у средневозрастных растений, однако число генеративных побегов в среднем меньше (табл. 1), а длина побегов почти одинакова. В этот период жизни куста хорошо сформировано до 6 партикул, так как очень многие побеги в центральной части его отмирают. Отдельные партикулы (1—2) также отмирают, остальные начинают раздвигаться (разваливаться в результате глубокой партикуляции стволика и основания главного корня). В плане такие кусты выглядят как отдельные партикулы, так как мертвая середина куста засыпана песком.

Старые генеративные особи в брахантемово-реомюриевом сообществе встречаются чаще, чем все остальные (0.038 экз/м²). Они имеют бо́льшую высоту, чем стареющие, и бо́льшую длину побегов. По-видимому, это результат незначительного омоложения вследствие партикуляции, однако число побегов у них уменьшается. Отмершие партикулы обламываются, поэтому подсчитать общее число их довольно сложно. Живые партикулы (1—5 и более) в свою очередь расщепляются на мелкие (рис. 2). Отмерших побегов в кроне очень много.

Сенильные особи редки (0.002 экз/м²), так как старые кусты отмирают чаще всего в генеративном возрасте. Они обычно представлены одной размочаленной партикулой. Генеративных побегов нет.

Соотношение особей разных возрастных состояний в брахантемово-реомюриевом сообществе следующее:

Возрастное состояние особей	Процент от общего числа особей
Виргинильные	3
Генеративные	
молодые	4
средневозрастные	17
стареющие	26
старые	47
Сенильные	3

Таким образом, ценопопуляция *S. passerina* в этом местообитании старая, независимая (по В. Н. Беклемишеву, 1960), нормального типа или гомеостатическая (по Т. А. Работнову, 1978), с крайне затрудненным возобновлением.

Водный режим. *S. passerina* относится к тем растениям остепненных пустынь, у которых состояние водного баланса в известной мере зависит от погодных условий сезона вегетации (рис. 3). Так, в начале и конце вегетации 1971 и 1972 гг. запас воды в листьях был одинаков — 70%, в летний же период он изменялся, составляя в 1971 г. 68—72%, в 1972 г. — всего 48—56%. Таким образом, в 1971 г. содержание воды было постоянно высоким на протяжении всего периода вегетации, а в 1972 г. в целом запас воды был ниже, особенно в период резко выраженной летней засухи.

Интенсивность транспирации, типичная для *S. passerina*, сравнительно невысока. Наибольшая транспирация была отмечена в середине июня 1971 г., но и тогда ее величина выше 470 мг/г в час не поднималась. Постепенно в ходе вегетации она снижалась (максимум в июле — 250 мг/г в час), небольшой подъем отмечен лишь в начале августа. Несмотря на то что органы ассимиляции в начале наблюдений 1971 г. расходовали большое для этого вида количество воды, на снабжении листьев водой это сильно не отразилось. Реальный водный дефицит в этот период составлял 8—16%. В дальнейшем, несмотря на снижение интенсивности транспирации, шло возрастание и абсолютной величины реального водного дефицита, и увеличивался размах его колебаний в течение дня (7—26%).

В 1972 г. *S. passerina* тратила на транспирацию еще меньше воды: почти весь период вегетации она выше 250 мг/г в час не поднималась, и только в первых числах августа, в период жарких суховейных дней, произошло слабое увеличение расхода воды до 320 мг/г в час. Тем не менее содержание воды летом существенно сократилось. Был выше в среднем и недостаток воды в листьях. Все это свидетельствует о затруднениях в снабжении водой листьев солянки воробьиной в 1972 г.

По сравнению с видами, которые доминируют в брахантемово-реомюриевом сообществе, в ассимиляционных органах *S. passerina* обнаружен самый маленький разрыв между максимальным реальным и сублетальным (повреждающим) водным дефицитом: первый в течение трех лет наблюдений не превышал 30, дефицит, при котором начинаются повреждения нормальной жизнедеятельности листового аппарата (сублетальный), — 47%. И хотя особи этого вида, судя по состоянию водного баланса, на некоторых этапах своего развития и могут испытывать затруднения в водоснабжении, соотношение максимального реального и сублетального дефицитов свидетельствует о том, что подобные затруднения не приводят к необратимым повреждениям ассимиляционного аппарата.

Фотосинтез. В зависимости от внешних условий и внутренних факторов характер дневных изменений потенциальной (ПИФ) и видимой (ВИФ) интенсивности фотосинтеза *S. passerina* может быть самым разнообразным. Чаще всего дневной максимум фотосинтеза наблюдается в 8—11 ч. В последующие часы поглощение CO_2 либо в течение некоторого времени остается на том же уровне, либо с различной скоростью снижается. Это снижение, как правило, сопровождается уменьшением запаса воды в листьях (иногда на 18% — 27 VII 1970) и возрастанием в них водного дефицита (например, кор-

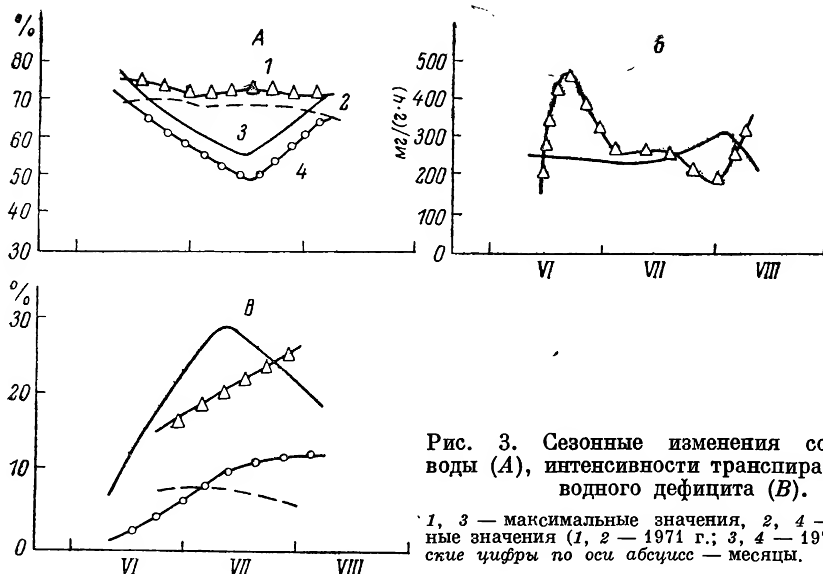


Рис. 3. Сезонные изменения содержания воды (*А*), интенсивности транспирации (*Б*) и водного дефицита (*В*).

1, *3* — максимальные значения, *2*, *4* — минимальные значения (*1*, *2* — 1971 г.; *3*, *4* — 1972 г.). *Римские цифры по оси абсцисс* — месяцы.

реляционное отношение между ПИФ и водным дефицитом равно 0.7). В годы, значительно различающиеся по количеству выпавших осадков (1970 — 59.5; 1971 — 117.7; 1972 — 81.3 мм), максимальные сезонные ПИФ, ВИФ и дневная продуктивность фотосинтеза практически одинаковы по своим величинам (рис. 4). Средние за сезон значения этих показателей в 1971 г. были всего лишь в 1.2 раза выше, чем в 1970 г. Это означает, что между фотосинтезом *S. passerina* и осадками текущего сезона прямой связи нет. Об этом свидетельствуют также и данные по максимальной фитомассе однолетних побегов в эти же годы. Однако, рассматривая сезонную динамику максимальной дневной ВИФ за 1970—1971 гг. (рис. 4) и массу однолетних побегов (см. ниже), можно предполагать, что на фотосинтез и рост *S. passerina* заметное влияние оказывают осадки предыдущего года, по крайней мере в начале вегетации (в 1969 г. выпало 123.1 мм).

S. passerina хорошо адаптирована к световому и температурному режимам окружающей среды. Фотосинтез ее увеличивается вместе с увеличением освещенности вплоть до максимальной (Слемнев и др., 1978). Она имеет высокий температурный оптимум фотосинтеза — от 25 до 35°. Больше того, *S. passerina* способна также к довольно интенсивному усвоению CO_2 при температурах как выше, так и ниже оптимальной зоны. При 10° она поглощает в среднем 43%, а при 40 и 50° — соответственно 65 и 12% от максимального уровня.

S. passerina выделяется среди видов сообщества малыми величинами различных показателей фотосинтеза. Абсолютный максимум ПИФ и ВИФ равен 23[4] и 8 мг CO_2/г·ч, дневной продуктивности фотосинтеза — 44 мг CO_2/г·день. Довольно низка у нее также и степень реализации максимальной реальной фотосинтетической способности. По данным 1970—1971 гг., она составляет 35% (Слемнев, 1980). Этим, по-видимому, и можно объяснить незначительный прирост фитомассы.

П р о д у к т и в н о с т ь. Вся надземная фитомасса *S. passerina* невелика и составляет 25.2—31.4 кг/га. Прослеживается значительная устойчивость надземной фитомассы по годам

	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1978
В кг/га	26.3	25.2	27.5	27.6	26.6	27.9	28.7	31.4
В процентах от максимальной	83.8	80.2	87.6	87.9	84.7	88.8	91.7	100.0

[4] Величина получена в 1976 г. при исследовании зависимости фотосинтеза от температуры.

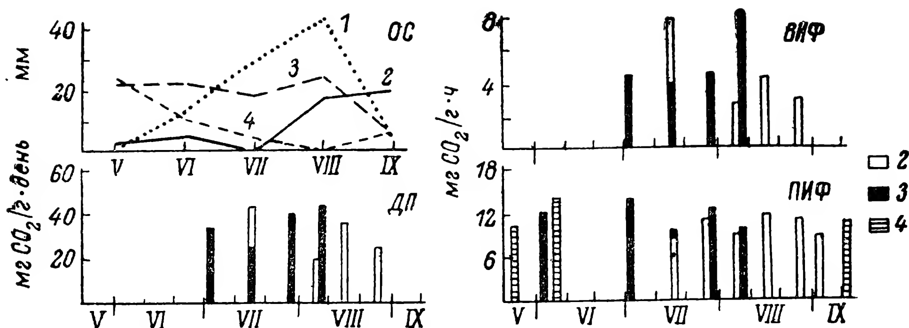


Рис. 4. Сезонная динамика количества выпавших осадков (*Ос*), дневной продуктивности (*ДП*), видимой (*ВИФ*) и потенциальной (*ПИФ*) интенсивности фотосинтеза.

Годы: *1* — 1969, *2* — 1970, *3* — 1971, *4* — 1972.

Максимальная величина надземной фитомассы отмечена в благоприятном 1978 г., минимальная — в относительно сухом 1971 г. (после крайне сухого 1970 г.).

Масса однолетних побегов также незначительна и составляет 2.2—7.0 кг/га.

	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1978
В кг/га	3.3	2.2	4.5	4.6	3.6	4.2	5.6	7.0
В процентах от максимальной	44.5	29.7	60.8	62.1	48.6	56.7	75.7	100.0

В течение сезона вегетации масса однолетних побегов менялась от 0.6 до 2.2 кг/га в 1971 г. и от 2.7 до 4.5 кг/га в 1972 г. В обоих случаях максимальная величина массы приурочена к среднелетнему периоду

	5 VI	14 VI	26 VI	27 VI	6 VII	17 VII	26 VII	6 VIII
1971 г., кг/га	—	0.6	1.4	—	2.0	2.2	2.0	1.6
1972 г., кг/га	2.7	3.7	—	4.2	4.3	3.9	—	4.5

Листья на удлиненных однолетних побегах сохраняются до первой декады октября (1976 г.). Одревеснение годичных побегов заканчивается примерно в конце ноября. Масса одревесневших удлиненных однолетних побегов в течение зимы уменьшается вдвое (с 65.2 в октябре 1976 г. до 33% в мае 1977 г.) от максимальной (в августе 1976 г.). Это происходит в основном вследствие неблагоприятных условий весны, когда морозы и особенно сильные ветры способствуют отпаду отмерших (часто и живых) хрупких верхних частей побегов.

Химический состав. Анализ химического состава *S. passerina* в разные периоды вегетации показал, что наибольшую питательность побеги имеют в фазу отрастания (табл. 2). Необходимо отметить, что весной 1972 г. выпадали дожди и в побегах солянки воробьиной содержалось намного больше протеина, чем в засушливую весну 1973 г. Количество его в 1972 г. в начале июля составляло 14.5%, к середине августа, когда началась засуха, оно снизилось до 12.5%. В относительно влажное лето 1973 г. в середине августа наблюдалось высокое содержание протеина и лишь к середине ноября оно снизилось (табл. 2). Таким образом, сроки выпадения и количество осадков оказывают влияние на химический состав и питательность солянки воробьиной в весеннее и летнее время. В осенний и зимний сезоны питательная ценность однолетних побегов сохраняется высокой. В это время в одревесневших и неодревесневших частях однолетних побегов содержится от 9.6 до 11.5% протеина. Питательная ценность многолетних одревесневших побегов по сравнению с однолетними очень низка (табл. 2).

Характерной особенностью химического состава солянки воробьиной является высокое содержание золы и низкое — клетчатки. В разные фазы летнего развития количество клетчатки колеблется от 12.5 до 19.4%, к весне

ТАБЛИЦА 2

Сравнение химического состава *Salsola passerina* по сезонам и в разные годы

Фенологическое состояние	Дата сбора	Часть растения	Вода, в % от возд.-сух. вещества	Состав, в % от абс.-сух. вещества				
				зола	протеин	жир	клетчатка	БЭВ
Отрастание побегов	29 V 1972	Однолетние побеги	6.2	28.6	23.6	3.5	15.0	29.3
	26 V 1973	» »	5.0	22.0	12.6	1.0	16.0	48.4
Бутонизация и цветение	20 VI 1971	» »	6.5	32.3	13.2	5.6	17.9	31.0
	21 VI 1972	» »	8.0	28.3	13.2	5.0	18.0	35.5
	8 VII 1972	» »	10.4	25.4	14.5	4.4	16.1	39.6
Плодоношение	3 VIII 1976	» »	5.7	15.0	11.9	0.1	18.5	64.5
	15 VIII 1972	» »	10.3	26.6	12.5	0.9	19.4	40.6
	18 VIII 1973	» »	6.4	11.8	14.1	1.3	12.5	60.3
Осенний покой	10 X 1976	Неодревесневшие части однолетних побегов (зеленые)	2.2	32.6	11.8	0.7	12.5	42.4
	10 X 1976	Одревесневшие части однолетних побегов	2.4	11.3	10.3	2.2	19.9	56.3
	13 XI 1973	Однолетние побеги	5.7	27.3	12.8	0.9	16.7	42.3
Зимний покой	1 XII 1976	Одревесневшие части однолетних побегов	4.4	12.3	10.5	2.1	18.0	57.1
	14 II 1977	Одревесневшие однолетние побеги 1976 г.	5.6	15.9	11.5	1.1	17.3	54.2
	12 III 1974	Многолетние одревесневшие побеги	5.4	9.1	3.9	1.6	31.6	53.8
Весенний покой	2 V 1977	Одревесневшие однолетние побеги 1976 г.	5.4	14.6	11.0	1.9	22.6	49.9
	5 V 1977	То же	5.9	12.9	9.6	2.5	22.1	52.9

в одревесневших побегах оно увеличивается до 22.6%. Солянка — мягкий корм, в нем мало жира (0.1—5.6%) и сахаров (0.4—0.9%).[5] Количество золы (по разным образцам) колебалось в широких пределах (11.3—32.6%). По данным Юнатова (1954), в течение всего периода вегетации и в зимнее время в фитомассе солянки содержалось мало зольных веществ (31.47—19.03%) с максимумом в фазу отрастания. Наши анализы показали наибольшее количество золы в фазы отрастания и бутонизации. По данным Ю. М. Мирошниченко (1977), в составе золы зеленых побегов много Na, Cl, Ca, Mg и мало P.

Раздельный анализ одревесневших и зеленых частей однолетних побегов позволил выявить особенности их химического состава в осенний и отчасти зимний сезоны. Оказалось, что неодревесневшие части однолетних побегов, которые осенью и зимой сохраняют зеленую окраску, значительно отличаются по химическому составу от одревесневших их частей. В зеленых частях содержится в 2—3 раза больше золы и почти в 1.5 раза меньше клетчатки, количество же протеина примерно одинаковое (10.3—11.8%). Таким образом, в начале зимы зеленые части солянки воробьиной являются основным источником минерального питания животных, которые в летний период поедают растения с высоким содержанием минеральных веществ, а в зимний, по-видимому, испытывают их недостаток.

В составе протеинового комплекса солянки найдено 17 аминокислот. Из них преобладают гистидин, аспарагиновая, глутаминовая кислоты и лейцин. Протеин солянки относится к полноценным белкам, в нем обнаружены все незаменимые аминокислоты.

Хозяйственная характеристика. *S. passerina* — растение высокого кормового достоинства. Значение ее исключительно велико, так как она служит основным пастбищным кормом для верблюдов в течение зимы, весны и осени (Юнатов, 1954). Считается нажировочным кормом, осо-

---

[5] Определялась сумма моно- и дисахаридов.

бенно весной. Содержание протеина в течение всего года достаточно высокое (табл. 2).

В заключение комплексного описания *S. passerina* коротко охарактеризуем ее экобиоморфу.

S. passerina — центральногобийско-алашаньский пустынный вид, на большей части ареала — доминант, выносит не слишком большое засоление почвы. Это невысокий компактный в основании куста у молодых и очень рыхлый сильно партикулирующий у старых особей стержнекорневой настоящий полукустарничек. Его годичные генеративные и вегетативные побеги удлиненные, отмирающие осенью до базальной части, составляющей 10—20% их первоначальной длины и несущей почки-побеги возобновления (брахибласты). Летне-зимнезеленое растение с длительным цветением в течение всего лета (без перерывов в относительно благоприятные годы и с перерывами в засушливые). Анемофил-автогам и гемианемохор.

Содержание воды в листьях солянки воробьиной изменяется в разные по увлажнению годы. Интенсивность транспирации невысока. Сублетальный дефицит относительно высокий (47%), максимальный реальный водный дефицит в этих условиях ближе, чем у остальных видов, к сублетальному (30%). Растение может испытывать затруднения в водоснабжении, но они не приводят к необратимым повреждениям его листового аппарата.

S. passerina свойственны низкие максимальные значения различных показателей фотосинтетической деятельности, незначительны их колебания по годам. Судя по высоким величинам светового насыщения и температурного оптимума фотосинтеза, она хорошо приспособлена к довольно суровому радиационному и тепловому режимам местообитания.

Общая надземная фитомасса невелика и в разные годы меняется слабо. Масса однолетних побегов также мала, но погодичная изменчивость ее все-таки выражена. Максимум урожая надземной массы приурочен к середине лета.

S. passerina — растение очень хорошего кормового достоинства. Содержание протеина в побегах в течение всего года достаточно высокое. Протеин относится к полноценным белкам, содержащим все незаменимые аминокислоты. Содержание золы высокое, клетчатки и жира мало. На химический состав весной и летом влияют осадки (их количество и время выпадения). Как осенью, так и зимой питательность солянки довольно высокая, но максимальна она весной в фазу отрастания побегов. В это время *S. passerina* служит нажировочным кормом для верблюдов.

Таким образом, в целом для *S. passerina* в исследованных условиях характерна устойчивость многих биологических и физиологических черт. Так, она отличается: 1) постоянством численности по годам (Борисова, Санжид, 1978), поскольку не впадает в состояние покоя, как другие растения, в неблагоприятные сезоны и годы (Борисова и др., 1976); 2) незначительными изменениями в неодинаковые по увлажнению годы различных показателей фотосинтеза; 3) практически одинаковой общей продуктивностью надземной фитомассы в разные годы; 4) ежегодным цветением и каждый год высокой по сравнению с другими (доминирующими) растениями (Борисова, Попова, 1978) степенью генеративности ценопопуляции. Тем не менее в брахантемово-реомюриевом с кустарниками сообществе *S. passerina* не доминирует. Основной причиной этого, по-видимому, можно считать легкий механический состав почвы в исследованном сообществе (Умаров, Якунин, 1974).

Как установили Юнатов (1954) и Т. К. Гордеева с соавторами (1980), *S. passerina* тяготеет к суглинистым субстратам. Она переносит только поверхностное опесчанивание почвы, а на песках и супесях не растет. Корни ее в брахантемово-реомюриевом сообществе расположены гораздо ближе к поверхности почвы (до 70 см),[6] чем корни доминирующих видов (реомюрии до 130 см, брахантемума — до 85 см). Очевидно, они не всегда могут в полной мере обеспечить растение водой. Об этом свидетельствуют и данные по водному режиму.

---

[6] Данные по глубине проникновения корней растений в брахантемово-реомюриевом сообществе любезно предоставлены нам Ц. Даважамцем.

Сравнение запаса воды в листьях, ее расхода и возникающего реального дефицита в их сезонной и погодичной динамике позволяет сделать вывод, что *S. passerina* испытывает бóльшие по сравнению с доминантами затруднения в обеспечении себя влагой (Свешникова, Бобровская, 1980). Разница между сублетальным и максимальным реальным водным дефицитом у нее наименьшая (17% против 23—25 у других видов).

Следует отметить также очень слабую эффективность цветения *S. passerina*, несмотря на его ежегодность и высокую степень генеративности ценопопуляции. Семена завязываются не каждый год, урожайность их невелика, запаса семян в почве практически нет (Беспалова и др., 1980). Ценопопуляция *S. passerina* уже более 10 лет не пополнялась молодыми особями (данные 1976 г.). Чем вызвана вялость цветения солянки в этих условиях обитания, пока сказать трудно, но это одна из причин слабого возобновления и низкой численности растений. Возможно, семена солянки быстро теряют всхожесть,[7] поэтому они не накапливаются в почве, а условия для прорастания благоприятны здесь далеко не каждый год. В связи с этим пополнение ценопопуляции происходит очень редко, преобладают стареющие и старые особи.

Таким образом, хотя *S. passerina* в целом очень хорошо приспособлена к жизни в пустынных условиях, экологическая обстановка брахантемово-реомюриевого сообщества не является для нее оптимальной.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. (1960). Пространственная и функциональная структура популяции. Бюл. МОИП, отд. биол., 65, 2. — Береснева И. А. (1974). Термический режим почв пустынно-степного стационара Булган-сомон. В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л., Наука. — Беспалова З. Г. (1974). Особенности цветения и плодоношения степных и пустынных растений Северной Гоби. В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л., Наука. — Беспалова З. Г., Борисова И. В., Попова Т. А., Санжид Ж. (1980). Семенное возобновление растений. В кн.: Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики, 1. Л., Наука. — Борисова И. В., Беспалова З. Г., Попова Т. А. (1976). Особенности фенологического развития растений степных и пустынных сообществ Северной Гоби (МНР). Тр. МОИП, 42, отд. биол., секц. бот. — Борисова И. В., Попова Т. А. (1978). Степень генеративности ценопопуляций доминирующих видов степных и пустынных сообществ МНР. В кн.: География и динамика растительного и животного мира МНР. М., Наука. — Борисова И. В., Санжид Ж. (1978). О численности компонентов брахантемово-реомюриевого сообщества (Северная Гоби). Проблемы освоения пустынь, 1. — Бочанцев В. П. (1969). *Malpigipila* Botsch. — новая секция рода *Salsola* L. Новости систематики, 6. — Гордеева Т. К. (1972). Комплексные стационарные исследования природных кормовых угодий Монгольской Народной Республики. Бот. ж., 57, 2. — Гордеева Т. К. (1974). Основные черты растительности пустынно-степного стационара Булган-сомон. В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л., Наука. — Гордеева Т. К., Казанцева Т. И., Якунин Г. Н. (1980). Основные закономерности распределения растительности (опорный профиль). В кн.: Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики, 1. Л., Наука. — Грубов В. И. (1966). Растения Центральной Азии, вып. 2. М.; Л., Наука. — Лавренко Е. М. (1980). О положении Булган-сомона в системе ботанико-географического районирования Монголии. В кн.: Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики, 1. Л., Наука. — Мирошниченко Ю. М. (1977). Содержание химических элементов в основных пастбищных растениях степной и пустынной зон МНР. Растит. ресурсы, XIII, 3. — Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики. (1980). 1. Л., Наука. — Работнов Т. А. (1978). Фитоценология. М., Изд. МГУ. — Свешникова В. М., Бобровская Н. И. (1980). Водный режим. В кн.: Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики, 1. Л., Наука. — Слемнев Н. Н. (1980). Фотосинтез. В кн.: Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики, 1. Л., Наука. — Слемнев Н. Н., Болд Д., Заленский О. В. (1978). Зависимость фотосинтеза растений Северной Гоби от интенсивности солнечной радиации. Проблемы освоения пустынь, 1. — Умаров К. У., Якунин Г. Н. (1974). Характеристика бурых пустынно-степных почв Булганского стационара. В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л., Наука. — Шацкая М. Г. (1977). Фитоценотические процессы. Всхожесть, покой. В кн.: Продуктивность

---

[7] Согласно многочисленным исследованиям, проведенным в Средней Азии, свежесобранные семена различных видов рода *Salsola* не имеют периода покоя. Они обладают тонкими покровами, поэтому быстро прорастают и не приспособлены к длительному хранению (Шацкая, 1977).

растительности аридной зоны Азии. Л., Наука. — Юнатов А. А. (1954). Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольской комиссии АН СССР, 56.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 IV 1981.

SUMMARY

Salsola passerina is one of the main pasture plants of the Gobi Desert with Centralgobi-Alashan distribution. It is a low dwarf-semishrub with prolongated annual shoots. The part of shoots that die off every year makes up 80—90% of their primary length. The innovation buds are placed at the basal parts of the shoots. *Salsola passerina* is a chimochlorous plant that is blooming for the whole summer. It is anemophilous, autogamic and hemianemochorous. Its water relations to a great extent depend on the variability of water supply. Under ecological stress conditions this species experiences certain difficulties in water supply, which, however, do not lead to the irreversible disturbances in the vital activity of leaves. Low maximum values of different photosynthetical indices and high values of light saturation and temperature optimum of photosynthesis are characteristic for this species. General above-ground phytomass is not great (25—31 kg/ha). Phytomass of annual shoots varies from 2.2 to 7.0 kg/ha depending on precipitation. The content of the protein is very high throughout a year.

УДК 005 : 581.19

В. Ф. Семихов, О. А. Новожилова

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ АМИНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА СЕМЯН

V. F. SEMIKHOV, O. A. NOVOZHILOVA. TAXONOMIC VALUE OF THE AMINOACID COMPOSITION OF SEEDS

На примере сем. *Poaceae* обсуждается возможность использования аминокислотного состава как таксономического признака. Последовательно анализируются вариабельность и характерность этого показателя для вида, рода, трибы, подсемейства. Сделан вывод о том, что нижним таксономическим уровнем использования аминокислотного состава является видовой. Этот показатель может оказаться очень полезным при вычленении из гетерогенного рода более гомогенных родов, но особенно он перспективен для уточнения объема триб и подсемейств.

Использование данных о химическом составе и свойствах веществ в целях систематики получило широкое распространение и признание. Вероятно, в принципе изучение любых природных веществ может дать полезную для систематика информацию. Чем больше мы имеем показателей, тем объективнее наши представления о взаимоотношениях таксонов. Во-первых, потому, что характеристики и свойства любых веществ не адекватно отражают взаимоотношения таксонов, а находятся лишь в коррелятивной связи с последними, поскольку организм несравненно сложнее любого субстрата, его составляющего. Во-вторых, используемые биохимические показатели не универсальны; для каждого класса веществ существует оптимальный размер таксонов, в границах которых степень корреляции наиболее высока. За пределами таксона (вверх и вниз по иерархической лестнице) степень корреляции убывает, таксономическая ценность того или иного биохимического показателя уменьшается. Например, B. Turner (1969) пишет, что изучение микромолекул (свободных аминокислот, терпенов, алкалоидов, флавоноидов и т. д.) полезно для решения проблем на видовом уровне и ниже. Используемые в настоящее время в систематическом плане свойства биополимеров также имеют ограничения. Например, электрофоретический метод перспективен при изучении популяций внутри вида, для установления генетической дивергенции между видами внутри рода (Boulter, Derbyshire, 1971; Gottlieb, 1977). Иммунохимический анализ белков используется для решения задач широкого спектра таксономических уровней вплоть до семейства (Lee, Fairbrothers, 1978) и т. д. Эта неуниверсальность биохимических характеристик делает чрезвычайно актуальным вопрос об их использовании на разных таксономических уровнях.

В настоящей работе рассматривается возможность использования в систематике такого биохимического показателя, как аминокислотный состав семян; он является обобщенным показателем аминокислотного состава фракций белка, различающихся по этому признаку и представляющих собой многокомпонентные системы. Это создает предпосылки для совпадения по аминокислотному составу семян совсем неродственных таксонов и тем самым ограничивает возможность использования данного показателя в целях систематики. Задача настоящей работы — выявить принципиальную возможность использования аминокислотного состава семян как систематического признака и на примере злаков попытаться оценить таксономические уровни его использования. Видимо, первым обратил внимание на возможность использования аминокислот-

ного состава семян в систематике растений японский исследователь H. Taira (1962, 1968). Taira исследовал семена около 70 видов почти 50 родов сем. *Poaceae* и сделал ряд важных выводов об использовании аминокислотного состава семян для характеристики подсемейств. L. Watson и E. Creaser (1975) на основе литературных данных по аминокислотному составу ряда представителей злаков подтверждают вывод, ранее сделанный Taira, о том, что отдельным группам злаков (фестукоидным, паникоидным, оризоидным) соответствует характерный для них аминокислотный состав. В ряде работ авторов настоящей статьи (Семихов, 1978а, б; Семихов и др., 1978, и др.) при исследовании большого числа видов почти 30 родов, относящихся к разным трибам и подсемействам злаков и пальмовых, были сделаны выводы, имеющие систематическое значение: во-первых, внутри рода аминокислотный состав меняется мало, что позволяет на основании данных по нескольким проанализированным видам судить об аминокислотном составе рода; во-вторых, близкие роды характеризуются хотя и несколько различающимся, но близким аминокислотным составом, что позволяет обсуждать систематическое положение одних родов по отношению к другим. Однако для широкого использования аминокислотного состава в систематических работах необходимо уточнить вопрос о его вариабельности и установить возможные таксономические уровни, где данные по аминокислотному составу наиболее тесно коррелируют со всей суммой сведений, имеющихся по соответствующим таксонам. Для выяснения внутривидовой вариабельности аминокислотного состава семян мы (Семихов и др., 1982) провели специальное исследование. В табл. 1 представлены данные по вариабельности (V, %) аминокислотного состава в зависимости от техники исследования и уровня таксона. Найдено, что во всех случаях она не превышает 10%, поэтому при достаточно высокой технике исследований можно характеризовать аминокислотный состав вида по образцу, взятому из единственной точки ареала, за один год репродукции, если условия вегетации не были экстремальными. При этом надо иметь в виду, что реальный вид характеризуется определенным интервалом в содержании каждой аминокислоты с V не выше 10%.

Внутри рода вариабельность аминокислотного состава несколько выше, чем внутри вида, однако меньше 10% (табл. 1). Для оценки того, в какой степени внутриродовая вариабельность выше, чем внутривидовая, вычисляли среднюю вариабельность по результатам каждого эксперимента. С этой целью суммы вариабельностей для 15 аминокислот разделили на число аминокислот n: $\Sigma V_i/n$. Из расчетов исключены данные по вариабельности цистина и метионина, так как при используемой методике гидролиза эти две аминокислоты подвержены значительным (до 20—40%) разрушениям (Berner, 1975).

Средняя внутривидовая вариабельность, рассчитанная таким образом, составляет 2.5—5.4%, тогда как средняя внутриродовая — 5.0—7.3%. Вместе с тем нельзя не отметить очень высокой внутриродовой стабильности аминокислотного состава семян, что было обнаружено как в наших исследованиях (Семихов, 1978б; Семихов и др., 1978), так и другими авторами. И. И. Мойса (1973) при изучении 23 видов пшениц нашел, что аминокислотный состав семян у них практически идентичен. При исследовании 68 образцов *Avena sterilis*, 289 образцов *A. sativa* и 11 других видов рода *Avena* не отмечено существенных различий в их аминокислотном составе (Pomeranz et al., 1973).

Тем не менее внутри рода между видами в ряде случаев имеются различия. В исследованиях аминокислотного состава семян рода *Gossypium* было найдено, с одной стороны, что аминокислотный состав обладает высокой внутривидовой стабильностью (вариабельность не превышала во всех случаях 10%), с другой, между видами внутри рода имеются существенные различия по содержанию лизина и аргинина (Otoul, Marechal, 1975). В наших исследованиях (Семихов и др., 1978) было обнаружено, что в роде *Stipa* виды *S. sibirica* и *S. badachschanica* заметно отличаются от других видов и между собой по содержанию одной-двух аминокислот. Вместе с тем необходимо отметить, что внутриродовая гомогенность по аминокислотному составу существенно зависит и от объема рода, принимаемого теми или иными систематиками. Продемонстрируем это положение на примере рода *Bromus*.

Одни авторы (Prat, 1960; Stebbins, Crampton, 1959) понимают род *Bromus*

ТАБЛИЦА 1

Вариабельность аминокислотного состава семян (%) в зависимости от техники исследования и уровня таксона

Аминокислота	Анализ 10 образцов на аминокислотном анализаторе	Анализ 10 гидролизатов	Внутривидовая вариабельность			Внутриродовая вариабельность		Вариабельность в трибе		
			10 растений *Elytrigia elongata*	*Poa pratensis* из 4 пунктов	*Poa pratensis* за 4 года репродукции	13 видов рода *Poa*	7 видов рода *Bromus*	4 рода трибы *Poeae*	5 родов трибы *Bromeae*	7 родов трибы *Paniceae*
Лизин	3.7	3.8	7.9	3.9	5.0	4.7	7.5	15.8	9.8	15.6
Гистидин	5.0	4.5	6.5	3.6	4.6	6.8	9.5	10.9	5.0	7.8
Аргинин	2.4	3.0	4.8	5.9	8.3	5.0	6.8	17.3	13.3	10.8
Аспарагиновая кислота	2.2	2.1	8.0	2.5	3.4	8.2	6.6	15.8	17.1	8.6
Треонин	3.7	3.3	3.6	4.9	7.9	8.4	9.5	3.1	7.4	5.9
Серин	2.4	2.2	2.4	3.3	5.1	6.8	7.8	10.3	3.3	6.1
Глютаминовая кислота	1.2	1.7	3.0	1.3	3.1	6.4	4.7	8.6	12.9	3.7
Пролин	2.4	3.0	4.1	6.0	6.7	6.8	4.6	24.6	13.0	7.9
Глицин	2.8	2.6	5.4	2.2	4.7	7.2	3.0	12.0	10.5	4.0
Аланин	2.5	2.9	6.3	3.4	4.8	4.2	3.8	5.0	13.9	5.9
Цистин	7.7	13.3	16.7	9.1	12.3	7.8	30.5	21.4	37.2	26.0
Валин	2.4	2.2	4.8	7.1	4.3	11.0	11.8	12.1	11.5	5.2
Метионин	7.7	6.7	7.7	17.5	22.4	21.4	17.3	7.6	8.9	10.5
Изолейцин	3.1	2.9	3.1	6.1	4.5	2.6	8.0	4.3	6.8	10.7
Лейцин	3.4	3.1	1.7	2.9	6.5	2.4	5.7	4.8	4.1	12.0
Тирозин	3.3	6.7	6.7	8.8	6.4	7.1	10.9	9.1	10.9	24.6
Фенилаланин	1.9	2.0	3.7	6.1	5.8	6.0	9.4	10.4	5.7	12.5
Аммиак	4.3	4.3	8.3	23.6	13.5	9.0	13.2	14.8	13.3	12.0

в широком смысле. Другие (Цвелев, 1976) считают необходимым выделить ряд родов: собственно *Bromus*, а также *Anisantha*, *Bromopsis*. Аминокислотный состав видов, входящих в более узкие роды (*Bromus*, *Bromopsis*, *Anisantha*), очень близок. Коэффициент вариации внутри рода, за исключением одной-двух аминокислот, не превышает 10%. Однако если мы будем рассматривать род *Bromus* в широком смысле, то обнаружим существенные различия между видами и сделаем вывод о его значительной внутриродовой гетерогенности по аминокислотному составу, поскольку по этому показателю род *Anisantha* заметно отличается от родов *Bromus* и *Bromopsis* (табл. 2). В пределах триб различия между родами по аминокислотному составу возрастают (табл. 1). Коэффициенты вариации для многих аминокислот превышают 10%, а средняя внутритрибная вариабельность достигает 9.5—11.7 против 5.0—7.3% внутри родов. Как показывают наши исследования, каждый род в трибе характеризуется своим аминокислотным «профилем». Правда, при все более узком понимании родов различия между близкими родами становятся менее четкими. Это видно на примере относительно хорошо проработанных в систематическом плане родов трибы *Triticeae* (табл. 2).

Исследованные роды подтрибы *Triticinae* характеризуются высокой степенью сходства по аминокислотному составу и отличаются друг от друга содержанием одной-двух аминокислот. Роды трибы *Bromeae* (в понимании Цвелева, 1976) демонстрируют большое сходство между собой, за исключением рода *Anisantha* (табл. 2).

Для оценки степени сходства (или различия) между родами по аминокислотному составу мы проверили ряд методов математической обработки и использовали два из них: индекс различия (Metzger et al., 1968) и показатель дивергенции сходства (Harris, Teller, 1973) (по: Black, Harkins, 1977). Для вычисления значений этих показателей аминокислотный состав семян исследованных видов представляется в виде остатков аминокислот на 10^3 остатков, а сами различия выражаются в относительных единицах. Данные табл. 3 показывают, во-первых, что внутриродовые различия значительно ниже в большинстве случаев, чем межродовые внутритрибные различия по обоим этим показателям;

ТАБЛИЦА 2

Аминокислотный состав семян некоторых родов триб *Bromeae* и *Triticeae*

Аминокислота	*Bromeae*				*Triticeae*, подтриба				*Triticinae*	
	Ceratochloa	*Bromopsis*	*Anisantha*	*Bromus*	*Elytrigia*	*Agropyron*	*Eremopyrum*	*Heteranthelium*	*Aegilops*	*Triticum*
	число исследованных видов									
	1	4	3	7	3	1	1	1	3	1
Лизин	3.8	3.9	4.7	4.4	2.9	3.0	2.6	2.7	2.6	2.6
Гистидин	2.6	2.5	2.3	2.4	2.1	1.9	2.2	2.1	2.2	2.2
Аргинин	4.8	5.2	6.3	5.6	4.9	5.3	4.3	4.5	5.8	4.3
Аспарагиновая кислота	5.6	5.6	7.9	6.4	5.0	4.9	4.7	5.0	4.7	4.6
Треонин	3.3	3.2	3.4	3.8	3.0	3.1	2.7	2.6	2.7	2.9
Серин	4.1	4.0	4.1	4.1	4.0	3.6	3.8	4.0	3.8	4.2
Глютаминовая кислота	26.6	26.3	21.0	24.0	31.1	30.9	33.5	34.0	31.6	32.5
Пролин	11.5	10.4	8.4	9.7	11.7	10.5	12.7	11.5	9.8	11.8
Глицин	4.5	4.6	5.0	5.4	3.8	3.9	4.4	3.5	3.8	3.7
Аланин	4.0	4.2	5.6	4.9	3.5	3.6	3.2	3.4	3.5	3.4
Цистин	3.7	2.5	2.5	2.2	2.1	3.8	0.9	1.1	2.2	1.3
Валин	4.6	5.0	6.2	5.5	4.3	4.0	4.2	4.4	4.6	4.3
Метионин	1.7	1.7	1.4	1.5	1.6	2.2	1.6	1.6	2.2	1.5
Изолейцин	3.6	3.8	4.0	3.5	3.3	3.0	3.1	3.3	3.0	3.6
Лейцин	6.0	6.2	6.0	6.1	6.2	5.8	6.1	6.2	6.7	6.4
Тирозин	3.2	3.5	3.4	3.2	3.1	2.9	2.9	2.2	2.5	3.1
Фенилаланин	4.3	4.6	4.8	4.8	4.9	4.2	4.3	5.1	4.5	4.7
Аммиак	2.1	2.8	2.4	2.5	2.5	3.4	2.8	2.8	3.2	2.9

во-вторых, в ряде случаев различия в аминокислотном составе родов, относящихся к одной трибе, значительно бо́льшие, чем между родами, относящимися к разным трибам. Например, найдено, что если между родами *Festuca* и *Dactylis* (триба *Poeae*) индекс различия составляет 176, то между родами *Festuca* (*Poeae*) и *Bromopsis* (*Bromeae*) — 72, *Dactylis* (*Poeae*) и *Anisantha* (*Bromeae*) — 132, а между *Anisantha* (*Bromeae*) и *Boissiera* (*Bromeae*) — 248 (табл. 3, 4), так что возможности использования аминокислотного состава семян как систематического признака имеют серьезное ограничение уже на уровне характеристики триб. Вместе с тем это не означает, что по аминокислотному составу между трибами нельзя установить различий: каждая триба может быть охарактеризована содержанием отдельных аминокислот или групп аминокислот. С целью показать, что для каждой трибы имеются «маркерные» аминокислоты, содержание которых отлично от их содержания в других трибах, проанализируем данные табл. 2 и 5.

Триба *Bromeae* очень сходна по аминокислотному составу с трибой *Triticeae*, но устойчиво отличается от последней более высоким содержанием лизина и пониженным содержанием глютаминовой кислоты (табл. 2). Очень гетерогенная с точки зрения аминокислотного состава семян триба *Poeae* отличается от всех других триб более высоким содержанием фенилаланина (табл. 5). Триба *Stipeae* (исключая род *Dichelachne*) отличается от всех остальных высоким содержанием аргинина и аспарагиновой кислоты. К ней по этому показателю приближается очень гетерогенная триба *Aveneae*, но между родами этих двух триб существуют свои различия. Роды трибы *Brachypodieae* от родов триб *Bromeae*, *Triticeae* отличаются более высоким содержанием аргинина и аспарагиновой кислоты, от *Aveneae* — более высоким содержанием пролина, а от *Phalarideae* — более низким содержанием глютаминовой кислоты.

Наконец, триба *Phalarideae* отличается от триб *Bromeae* и *Triticeae* более низким содержанием пролина и более высоким лейцина, от *Brachypodieae* — более высоким содержанием глютаминовой кислоты и более низким глицина, от *Stipeae* — более низким содержанием суммы аргинина и аспарагиновой кис-

ТАБЛИЦА 3

Оценка степени сходства внутри рода и между родами внутри триб

	Индекс различия $M \pm tm_M$	Показатель дивергенции состава $M \pm tm_M$
Внутри рода		
Poa	84±5 *	31±2
Stipa	65±6	22±2
Bromus	75±8	25±3
Piptatherum	49±10	17±4
Bromopsis	66±21	20±6
Carex	61±6	19±2
Между родами в трибе		
Poeae		
Festuca—Cutandia	96	41
Poa—Cutandia	99	32
Dactylis—Cutandia	136	51
Poa—Festuca	148	57
Poa—Dactylis	156	62
Festuca—Dactylis	176	64
Bromeae		
Ceratochloa—Bromopsis	48	17
Bromus—Ceratochloa	122	43
Bromus—Bromopsis	104	38
Boissiera—Bromus	162	65
Boissiera—Ceratochloa	90	34
Boissiera—Bromopsis	92	34
Anisantha—Bromopsis	182	70
Anisantha—Ceratochloa	222	78
Anisantha—Bromus	122	42
Anisantha—Boissiera	248	97

* При доверительном уровне 0.95.

ТАБЛИЦА 4

Оценка различия между родами триб *Poeae* и *Bromeae* и между родами семейств *Poceae*, *Palmae* и *Cyperaceae*

	Индекс различия (*M*)	Показатель дивергенции состава (*M*)
Роды триб *Poeae* и *Bromeae*		
Bromopsis—Festuca	72	24
Bromopsis—Cutandia	94	43
Bromopsis—Poa	148	77
Bromopsis—Dactylis	180	72
Anisantha—Festuca	186	64
Anisantha—Cutandia	167	71
Anisantha—Poa	244	94
Anisantha—Dactylis	132	49
Bromus—Festuca	94	31
Bromus—Cutandia	112	48
Bromus—Poa	206	74
Bromus—Dactylis	162	61
Boissiera—Festuca	137	53
Boissiera—Cutandia	152	62
Boissiera—Poa	164	68
Boissiera—Dactylis	256	99
Другие роды		
Sasa—Phalaris	291	122
Sasa—Panicum	320	106
Sasa—Livistona	111	32
Sasa—Carex	172	55
Livistona—Arenga	279	134
Livistona—Sabal	124	50
Livistona—Carex	201	65

ТАБЛИЦА 5

Аминокислотный состав семян родов, относящихся к разным трибам семейства злаковых

Аминокислота	*Brachypodieae*	*Poeae*			*Phalarideae*	*Aveneae*			*Stipeae*	
	Brachypodium	*Poa*	*Festuca*	*Dactylis*	*Phalaroides*	*Milium*	*Zingeria*	*Arrenatherum*	*Stipa*	*Piptatherum*
	число исследованных видов									
	1	13	4	1	1	1	1	1	12	5
Лизин	3.9	2.7	4.1	3.2	3.4	4.3	4.6	4.5	3.5	3.4
Гистидин	2.4	2.0	2.5	2.4	2.3	2.4	2.2	2.4	2.2	2.3
Аргинин	8.5	6.0	5.6	7.7	8.0	7.8	9.9	7.1	10.1	9.1
Аспарагиновая кислота	7.3	5.6	6.2	7.9	6.8	8.1	7.9	8.4	9.3	8.8
Треонин	2.9	3.1	3.3	3.3	2.7	3.4	3.6	3.5	3.5	3.6
Серин	3.3	3.9	3.9	4.6	3.8	4.0	4.3	4.6	3.9	4.2
Глютаминовая кислота	23.7	28.5	24.7	23.4	26.9	22.2	18.6	21.0	20.8	21.7
Пролин	6.6	6.6	9.8	5.8	5.9	5.7	5.7	5.3	4.6	5.0
Глицин	5.2	4.2	5.4	4.8	4.0	4.7	5.4	5.1	4.4	4.6
Аланин	6.7	4.1	4.4	4.5	4.7	5.0	4.8	5.1	5.5	5.5
Цистин	0.9	2.6	1.7	2.2	1.3	1.0	3.7	2.5	1.3	1.3
Валин	6.1	4.5	3.9	5.3	5.6	5.9	4.7	5.1	5.6	5.3
Метионин	2.2	1.8	1.8	1.7	1.6	1.8	3.1	2.1	2.1	2.1
Изолейцин	3.7	3.7	3.5	3.7	4.4	3.9	3.5	4.3	3.8	4.1
Лейцин	7.1	7.1	6.7	6.9	7.3	7.1	6.4	7.7	8.1	7.3
Тирозин	2.3	3.0	3.1	3.6	3.1	3.3	3.3	3.8	4.8	4.4
Фенилаланин	4.6	8.0	7.0	7.1	5.2	6.6	5.0	5.0	4.6	5.5
Аммиак	2.6	2.6	2.4	1.9	2.7	2.3	3.7	2.5	1.9	2.0

лоты, тирозина и более высоким глютаминовой кислоты, от *Avenae* — высоким содержанием глютаминовой кислоты. Но имеются и исключения. Так, например, роды *Dichelachne* (*Stipeae*) и *Phalaroides* (*Phalarideae*) по аминокислотному составу семян практически не различаются и имеют много общего друг с другом в аминокислотном составе проламиновой фракции белка.

На основании приведенных данных мы можем сказать, что в большинстве случаев внутри подсемейства фестукоидных злаков трибы имеют в аминокислотном составе признаки (в смысле содержания одной или нескольких аминокислот), позволяющие отличить одну трибу от других.

Характеризуя аминокислотный состав подсемейства, надо отметить, что в настоящее время имеющихся сведений недостаточно для решения этого вопроса. Наиболее полными в этом отношении остаются данные Taira (1968), который, следуя системе Tateoka, исследовал 70 видов злаков из 50 родов, относящихся к 6 подсемействам, и пришел к выводу, что подсемейства хорошо отличаются друг от друга по содержанию отдельных аминокислот. Вместе с тем Taira отмечает, что подсем. *Arundinoideae* (в понимании Tateoka) крайне гетерогенно с точки зрения аминокислотного состава семян и делится на две группы. С одной стороны, это трибы *Stipeae*, *Meliceae*, *Glycerieae*, с другой — *Aristideae*, *Arundineae*, *Danthonieae*. После обсуждения положения отдельных триб в подсемействах Taira приходит к заключению о желательности выделения у злаков более 6 подсемейств. Наши собственные экспериментальные данные во многом согласуются с выводами, сделанными Taira. В частности, это относится к оценке подсем. *Arundinoideae*. Так же, как и Taira, мы констатируем его крайнюю гетерогенность. Например, исследованные нами представители родов *Stipa* и *Aristida* имеют исключительно глубокие различия в аминокислотном составе и белковом комплексе семян, проламиновой фракции белка, так что трудно представить себе возможность существования между этими родами близкого родства (Семихов и др., 1978).

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что сем. *Poaceae* крайне гетерогенно в отношении аминокислотного состава семян. Отмечено, что имеются

ТАБЛИЦА 6

Аминокислотный состав семян некоторых однодольных (в г на 100 г обнаруженных аминокислот)

Аминокислота	Злаки						Пальмы			Осоки
	Uniola	*Melica*	*Oryza*	*Phalaris*	*Panicum*	*Sasa*	*Livistona*	*Arenga*	*Sadal*	*Carex*
Лизин	2.2	3.5	4.4	2.4	1.7	4.9	6.1	5.8	5.3	2.8
Гистидин	2.0	2.1	2.5	2.2	2.1	2.3	2.4	2.6	2.2	2.1
Аргинин	3.6	8.9	9.2	6.8	3.6	8.9	9.4	22.0	10.5	11.6
Аспарагиновая кислота	6.6	8.6	9.6	6.1	6.1	9.5	9.9	8.8	8.4	9.3
Треонин	3.4	3.7	3.7	2.6	3.2	3.8	4.1	2.7	3.7	3.5
Серин	3.6	5.0	4.8	3.9	5.2	4.5	5.5	3.8	3.8	4.4
Глютаминовая кислота	33.9	19.8	18.1	29.7	22.0	19.0	18.4	20.3	22.5	22.0
Пролин	5.5	4.9	5.1	6.5	6.3	5.6	4.2	4.2	4.5	4.0
Глицин	3.1	4.3	5.3	3.5	2.5	5.3	5.0	3.9	5.0	4.4
Аланин	5.1	6.2	6.3	4.6	10.0	5.8	5.3	3.5	5.4	4.1
Цистин	1.0	1.3	1.2	2.1	1.4	1.3	0.2	1.0	0.2	0.8
Валин	5.4	5.9	4.8	4.9	4.9	5.9	6.8	4.2	6.1	5.0
Метионин	2.7	2.0	1.9	1.6	3.1	1.9	2.1	1.4	2.0	2.5
Изолейцин	3.6	4.0	4.1	4.2	4.3	4.2	4.2	2.8	3.4	3.9
Лейцин	7.9	7.8	8.2	7.6	12.0	7.1	7.4	5.5	7.1	7.7
Тирозин	3.1	4.9	4.3	3.2	3.8	3.6	2.6	2.0	2.5	3.2
Фенилаланин	4.7	5.6	4.5	5.9	5.7	5.3	4.0	3.6	4.2	6.4
Аммиак	3.0	1.4	2.0	2.4	2.1	1.6	3.0	1.9	3.4	2.1

роды, аминокислотный состав семян которых намного более схож с таковым родов, относящихся к другим семействам. Например, роды *Sasa*, *Oryza* или *Stipa* более схожи по аминокислотному составу с родами *Livistona* и *Sabal* (пальмовые) или *Carex* (осоковые), чем с родами *Bromus*, *Triticum*, *Panicum*, *Phalaris* из сем. *Poaceae*. Это видно при сравнении как данных по аминокислотному составу (табл. 2, 5, 6), так и индексов различия или показателей дивергенции состава (табл. 4). Индексы различия между родами *Phalaris* и *Sasa*, *Panicum* и *Sasa* (злаки) составляют 291 и 320 соответственно; между *Sasa* и *Livistona* (пальмовые) — 111, между *Sasa* и *Carex* (осоковые) — 172. Впрочем подобная ситуация отмечается и для пальмовых. Индекс различия между *Livistona* и *Arenga* составляет 279, а между *Livistona* и *Sasa* — 111, *Livistona* и *Carex* — 201. Эти данные приводят нас к выводу о том, что аминокислотный состав семян не всегда может служить признаком семейства. Правда, во многих случаях мы можем безусловно и безошибочно отнести неизвестный образец к злакам, имея данные только по аминокислотному составу семян. Например, если в аминокислотном составе семян исследуемого образца содержание глютаминовой кислоты составляет 30% и более, пролина 10% и более при низком содержании лизина (2—3%) и аргинина (3—5%), можно утверждать, что анализируемый образец — представитель злаков.

Таким образом, собственный экспериментальный материал и анализ литературных данных приводят нас к выводу о перспективности использования аминокислотного состава семян в качестве систематического признака. На примере исследования сем. *Poaceae* можно сделать ряд выводов об интервалах между таксонами на иерархической лестнице, где корреляция между сходством в аминокислотном составе семян ряда таксонов и их систематическим положением наиболее тесная.

Можно с уверенностью утверждать, что нижним таксономическим уровнем возможного использования аминокислотного состава семян является видовой. В пределах рода можно в принципе различить по аминокислотному составу только наиболее резко уклоняющиеся виды. Например, *Stipa sibirica* совершенно ясно отграничивается от других видов этого рода более высоким содержанием фенилаланина (Семихов и др., 1978). При вычленении из гетеро-

генного рода нескольких гомогенных родов этот показатель может оказать существенную помощь. Например, при разделении гетерогенного рода *Bromus* на более гомогенные выявляется, что род *Anisantha* отчетливо и весьма значительно отличается по аминокислотному составу семян от родов *Bromus*, *Bromopsis* и *Ceratochloa*. Но особенно перспективен, на наш взгляд, аминокислотный состав семян как систематический признак при уточнении объема триб и подсемейств. Например, в системах Н. Н. Цвелева (1976), J. Stebbins и B. Crampton (1959) рисовые и бамбуковые отделены рангом подсемейства. В системе же Tateoka (1957, по: Taira, 1962) эти таксоны входят в состав подсем. *Pharoideae*. Как мы уже обсуждали выше, подсемейства характеризуются своими особенностями аминокислотного состава. При сравнении аминокислотного состава и белковых комплексов рисовых и бамбуковых мы (Семихов, 1978а) не нашли между этими таксонами существенных различий. Сходство на биохимическом уровне дает нам основание поддержать точку зрения Tateoka об их систематическом положении.

Относительно статуса рода *Brachypodium* можно сказать, что данные как по аминокислотному и фракционному составу белка семян (Новожилова, Семихов, 1981), так и по иммунохимическим характеристикам (Smith, 1969) поддерживают необходимость выделения этого рода и близких к нему родов в отдельную трибу *Brachypodieae*. Можно также высказать ряд соображений относительно объема подсемейства фестукоидных злаков. H. Prat (1960) считает это подсемейство весьма гомогенным, с четко очерченными границами. Мы же на основе всей суммы биохимических признаков и прежде всего аминокислотного состава семян констатируем его исключительную гетерогенность. Наши данные поддерживают позицию Tateoka о том, что трибу *Stipeae* следует исключить из этого подсемейства.

ЛИТЕРАТУРА

М о й с а И. И. (1973). Аминокислотный состав белков некоторых видов пшениц. Бюл. ВНИИ растениеводства, 30, 20. — Н о в о ж и л о в а О. А., С е м и х о в В. Ф. (1981). Биохимическая эволюция и систематика триб подсемейства *Festucoideae* (*Poaceae*). В кн.: Биохимические аспекты филогении высших растений. М., Наука. — С е м и х о в В. Ф. (1978а). О биохимической эволюции бамбуковых. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 104. — С е м и х о в В. Ф. (1978б). О биохимической эволюции *Palmae*. Бюл. МОИП, отд. биол., 83, 6, 90. — С е м и х о в В. Ф., К а л и с т р а т о в а О. А., А р е ф ь е в а Л. П. (1978). О биохимической эволюции трибы *Stipeae* (*Poaceae*). Бот. ж., 63, 6. — С е м и х о в В. Ф., Н о в о ж и л о в а О. А., А р е ф ь е в а Л. П. (1982). Вариабельность аминокислотного состава семян и проламиновой фракции белка в связи с их использованием в систематике растений. Бюл. МОИП, отд. биол., 87, 1. — Ц в е л е в Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука. — B e r n e r E. Jr. (1975). Determination of cystine and methionin in plant proteins by automatic amino acid analysis. Meldinger fra Norges land brukshogskole, 54, 13. — B l a c k J. A., H a r k i n s R. N. (1977). Amino acid composition and evolutionary relationships with protein families. J. Theor. Biol., 66, 2. — B o u l t e r D., D e r b y s h i r e E. (1971). Taxonomic aspects of the structure of legume proteins. In: Chemotaxonomy of the *Leguminosae*. London. — G o t t l i e b L. D. (1977). Electrophoretic evidence and plant systematics. Ann. Missouri Bot. Gard., 64, 2. — L e e Y. S., F a i r b r o t h e r s D. E. (1978). Serological approaches to the systematics of the *Rubiaceae* and related families. Taxon, 27, 2—3. — O t o u l E., M a r e c h a l R. (1975). Spectres des acides amines des graines du genre *Gossypium*. Phytochemistry, 14, 5—6. — P o m e r a n z Y., Y o u n g s V. L., R o b b i n s G. S. (1973). Protein content and amino acid composition of oat species and tissues. Cer. Chem., 50, 6. — P r a t H. (1960). Vers une classification naturelle des Graminées. Bul. Soc. Bot. France, 107, 1—2. — S m i t h P. M. (1969). Serological relationships and taxonomy in certain tribes of the *Gramineae*. Ann. Bot., 33, 132. — S t e b b i n s G. L., C r a m p t o n B. (1959). A suggested revision of the grass genera of temperate North America. In: Recent advances in botany, 1, Toronto. — T a i r a H. (1962). Amino acid pattern of seed proteins as a standard in the plant taxonomy. Bot. Mag. Tokyo, 75, 884. — T a i r a H. (1968). Amino acid pattern of grass seed and systematics. Proc. Japan Soc. Plant taxonomysts, 2, 2. — T u r n e r B. L. (1969). Chemosystematics: recent developments. Taxon, 18, 2. — W a t s o n L., C r e a s e r E. H. (1975). Nonrandom variation of protein amino acid profiles in grass and dicot leaves. Phytochemistry, 14, 5—6.

Главный ботанический сад АН СССР,
Москва.

Получено 20 II 1981.

SUMMARY

Possible application of aminoacid composition of seeds as a taxonomical characters is discussed. The specific level is concluded to be the lowest taxonomical level of application of aminoacid composition. This index can be used with benefit to articulate some of the homogeneous genera from a heterogeneous one. Aminoacid composition of seeds is of particular significance for the definition of the volume of the tribes and subfamilies.

УДК 581.821 (582.635.1+582.635.14)

В. В. Черник

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ И СТРОЕНИЯ СПЕРМОДЕРМЫ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *ULMACEAE* И *CELTIDACEAE*

V. V. CHERNIK. PECULIARITIES OF STRUCTURAL DEVELOPMENT OF SPERMODERM IN SOME REPRESENTATIVES OF THE *ULMACEAE* AND *CELTIDACEAE*

Изучены особенности развития и строения спермодермы у представителей трех родов ильмовых (*Ulmus*, *Hemiptelea*, *Zelkova*) и двух родов каркасовых (*Celtis*, *Trema*). Спермодерма ильмовых образуется за счет тканей обоих интегументов семяпочки. У представителей родов *Ulmus* и *Celtis* она трехслойная (наружная эпидерма, слой облитерированных клеток, внутренняя эпидерма). У рода *Hemiptelea* спермодерма двухслойная (слой облитерированных клеток не выражен).

У представителей каркасовых в отличие от ильмовых спермодерма однослойная и образована одним рядом клеток внутренней эпидермы внутреннего интегумента.

В последнее время признакам строения спермодермы (семенной кожуры) придается большое значение при решении спорных вопросов систематики и филогении. Для большинства представителей семейств ильмовых и каркасовых исследования анатомо-морфологического строения семенной кожуры связаны с большими трудностями, поскольку она пленчатая, очень плотно прилегает к внутренним слоям твердого перикарпия. Вероятно, поэтому у представителей рассматриваемых семейств эта структура исследована очень слабо. В литературе имеются лишь отрывочные сведения, приведенные для *Holoptelea integrifolia* (Netolitzky, 1926; Capoor, 1937) и *Ulmus laevis* (*U. pedunculata*, Белостоков, 1962). Данных же по развитию спермодермы ильмовых и каркасовых, насколько нам известно, нет.

Материал и методика

Строение спермодермы изучено у представителей трех родов ильмовых (*Ulmus glabra* Huds., *U. laevis* Pall., *Hemiptelea davidii* (Hance) Planch., *Zelkova carpinifolia* (Pall.) C. Koch) и двух родов каркасовых (*Celtis caucasica* Willd., *C. glabrata* Stev., *Trema orientalis* (L.) Blume). Строение спермодермы у родов *Ulmus*, *Celtis*, *Trema* изучено в процессе развития, у *Hemiptelea*, *Zelkova* — на его ранних и поздних стадиях. Сведения относительно сбора фиксированного материала приведены в предыдущей работе (Черник, 1980).

Основные исследования проведены на постоянных сериальных анатомических препаратах, приготовленных по общепринятой цитологической методике. Окраску продольных и поперечных срезов проводили по методу Е. С. Аксенова (1967). Толщина срезов 6—10 мкм. Микрометрические измерения осуществляли с помощью винтового окулярного микрометра МОВ-1—15. При исследовании было выявлено, что процесс формирования спермодермы в различных участках семени идет неодинаково. В этом плане особенно резко выделяются халазальная и микропилярная части семени, а также область расположения семенного шва: спермодерма различается размерами, характеристикой слоев и стадией развития. Поэтому для получения сопоставимых данных в основном исследовали участки поперечных срезов, проведенных в средней части развивающегося или зрелого семени, расположенные с обратной стороны от семенного шва.

Результаты исследования и их обсуждение

У большинства видов *Ulmus* (*U. laevis*, *U. glabra*, *U. macrocarpa*, *U. campestris* и др.) зрелое семя удлиненно-овальной формы, плоское, с резко обособленным семенным швом, содержащим крупный проводящий пучок. Семяпочка *Ulmus laevis* и *U. glabra* анатропная, эпитропная, двупокровная, крассинуцеллятная. На ранних стадиях развития она расположена почти под прямым углом к продольной оси цветка (завязи). Затем она сильно увеличивается в размерах, поворачивается, становится анатропной, микропилярная часть ее оказывается наверху, под стилодиями. Центральную часть семяпочки занимает нуцеллус, окруженный двумя интегументами — наружным и внутренним (рис. 1, *1* — см. вклейку). В базальной части нуцеллуса заметно выделяется группа клеток — гипостаза. Микропилярный канал семяпочки рода *Ulmus* образован внутренним интегументом. Толщина обоих интегументов у *U. laevis* приблизительно одинаковая и равна в среднем 40 мкм, число рядов клеток в основном также одинаково — 3—6.

В период цветения (до стадии оплодотворения) клетки обоих интегументов морфологически сходны. Однако после оплодотворения, в период развития зародыша, появляются глубокие цитоанатомические различия. Из всей массы меристематической ткани интегументов наиболее четко выделяется наружная эпидерма наружного интегумента. Первоначально округлые клетки эпидермы приобретают прямоугольно-квадратную форму, а в дальнейшем несколько вытягиваются в радиальном направлении (рис. 1, *2*). Снаружи эпидерма покрывается тонкой пленкой кутикулы.

Несколько позже дифференцируется ряд клеток внутренней эпидермы внутреннего интегумента (рис. 1, *3*). Этот наиболее глубоко расположенный слой покровов развивающегося семени характеризуется мелкоклеточностью, интенсивно окрашивается. Внутренняя эпидерма наружного интегумента и наружная эпидерма внутреннего интегумента почти не отличаются от тонкостенной паренхимы интегументов.

В процессе развития семени *Ulmus laevis* и *U. glabra* граница между наружным и внутренним интегументами становится все менее заметной, они образуют единую ткань, ограниченную наружной и внутренней эпидермами (рис. 1, *3*). Расположенная между ними паренхима обычно 6—10-рядная (число рядов клеток паренхимы равно числу рядов паренхимных клеток первоначально обособленных интегументов). Составляющие ее клетки на ранних стадиях продолговато-округлые, однако в период интенсивного роста зародыша они становятся горизонтально ориентированными и заметно сплющиваются. В дальнейшем происходят их сдавливание и частичное растворение. Облитерации в первую очередь подвергаются клетки паренхимы интегументов. На их фоне выделяются ряды клеток (дериваты) внутренней эпидермы наружного интегумента и наружной эпидермы внутреннего интегумента, поскольку они в течение определенного периода противостоят процессам дегенерации. В кожуре зрелого семени эти клетки и клетки паренхимы обоих интегументов еще более сильно сдавлены, деформированы. Они почти лишены содержимого, сильно сближены, оболочки их тонкие. Границы между клетками становятся слабо различимыми (рис. 1, *6*, *7*).

К этому времени клетки наружной эпидермы кожуры развивающегося семени вытягиваются как в радиальном, так и в тангентальном направлениях, оболочки их сильно утолщаются. Размеры клеток наружной эпидермы в радиальном направлении составляют в среднем 10, а клеток внутренней эпидермы — только 3—6 мкм. Последние слегка сдавлены в тангентальном направлении в отличие от паренхимной ткани, расположенной снаружи от них, клетки которой сильно деформированы. Оболочки клеток внутренней эпидермы также утолщены (рис. 1, *6*, *7*).

В процессе развития семени у представителей рода *Ulmus* наряду с основной тканью обоих интегументов процессам дегенерации подвергается и нуцеллус. У *Ulmus laevis* и *U. glabra* нуцеллус толщиной 30—45 мкм и состоит из 5—8 рядов клеток (рис. 1, *1*). Эпидерма нуцеллуса на ранних стадиях развития семени выделяется среди остальных нуцеллярных клеток иной формой, меньшими

размерами, более густой цитоплазмой и наличием на поверхности тонкой кутикулярной пленки. Как временная питательная ткань в процессе развития зародыша *Ulmus laevis* и *U. glabra* нуцеллус подвергается разрушению под воздействием продуктов ферментативной активности зародышевого мешка. В первую очередь разрушаются слои нуцеллуса, граничащие с зародышевым мешком. Лишь эпидерма и нередко расположенный под ней ряд клеток сохраняются в течение продолжительного периода (рис. 1, *4*). Однако в конце концов составляющие их клетки также лишаются содержимого, оболочки их сильно сдавливаются (рис. 1, *5*). В средней части семени *Ulmus laevis* последние остатки нуцеллярной ткани разрушаются, когда зародыш достигнет размеров 1—1.5 мм. В халазальной области остатки нуцеллуса в виде нескольких рядов сильно сдавленных клеток могут сохраняться и в зрелых семенах. Участие нуцеллярной ткани в образовании покровов семени было отмечено у представителей рода *Acer* (Юдин, 1957).

Таким образом, спермодерма *Ulmus laevis* и *U. glabra* у зрелого семени образована обоими интегументами и состоит из следующих трех слоев клеток: наружная эпидерма (дериват наружной эпидермы наружного интегумента) представлена крупными, горизонтально удлиненными клетками с утолщенными оболочками; облитерированный слой (состоит из нескольких рядов сплющенных в радиальном направлении паренхимных клеток обоих интегументов); внутренняя эпидерма (дериват внутренней эпидермы внутреннего интегумента) представлена узкими, горизонтально вытянутыми клетками с утолщенными оболочками. Толщина спермодермы зрелого семени у обоих видов обычно составляет 25—40 мкм.

При созревании семени у представителей рода *Ulmus* эндосперм разрушается и поглощается быстрорастущим зародышем; сохраняется только его наружный слой обычно в виде одного ряда клеток (рис. 1, *6*, *7*). Эти клетки плотно прилегают к спермодерме и принимают участие в образовании защитного покрова семени. Они очень сильно отличаются от клеток слоев спермодермы, поскольку имеют крупные ядра, окруженные густой зернистой цитоплазмой. Размеры слоя клеток эндосперма у *Ulmus laevis* и *U. glabra* в радиальном направлении составляют лишь 10—20 мкм.

По строению спермодермы к роду *Ulmus* очень близки роды *Zelkova* и *Hemiptelea*. Так, у *Zelkova carpinifolia* спермодерма тонкая, пленчатая, состоит из трех слоев клеток (наружная эпидерма, слой облитерированных клеток, внутренняя эпидерма, рис. 1, *8*). Эти слои сходны с соответствующими слоями семенной кожуры представителей рода *Ulmus*. Специфические их особенности состоят в следующем. Клетки наружной эпидермы зрелых семян *Zelkova carpinifolia* содержат коричневый пигмент, ответственный за коричневую окраску семени. Темно-желтая окраска кожуры семян рода *Ulmus* обусловлена цветом наружных оболочек клеток эпидермального слоя, а не их содержимым. Слой облитерированных клеток спермодермы у *Zelkova carpinifolia* толще, чем у представителей рода *Ulmus*. У *Hemiptelea davidii* он слабо выражен на большей части спермодермы. Только в области семенного шва между слоями наружной и внутренней эпидермы имеется хорошо заметная прослойка сильно сдавленных паренхимных клеток интегументов.

Толщина спермодермы составляет в среднем 30—40 мкм у *Zelkova carpinifolia* и 17—25 мкм у *Hemiptelea davidii*. Как и у представителей рода *Ulmus*, у них к спермодерме обычно прилегает один ряд клеток эндосперма. Морфологически эндосперм как самостоятельная питательная ткань также не выражен.

По многим признакам развития и строения спермодермы представители каркасовых очень сильно отличаются от ильмовых.

У *Celtis caucasica* и *C. glabrata* семя имеет шаровидную форму; снаружи защищено очень твердым перикарпием. Спермодерма плотно прилегает к внутреннему слою каменистого перикарпия, но не срастается с ним. Зародыш хорошо развит, с крупными листоподобными дважды сложенными семядолями.

Семяпочка *Celtis caucasica* анакампилотропная, эпитропная, двупокровная, крассинуцеллятная. Снабжена проводящим пучком, который проходит и в наружный интегумент. Наружный интегумент развит сильнее внутреннего.

Внутренний интегумент представлен лишь 2—3 рядами клеток (рис. 2, *1* — см. вклейку). Микропилярный канал семяпочки образуют оба интегумента.

Как было выше отмечено, у рода *Ulmus* в процессе развития семени оба интегумента приблизительно в равной степени принимают участие в образовании спермодермы и уже на ранних этапах развития семени граница между ними становится незаметной.

У *Celtis caucasica* в процессе развития семени интегументы дифференцируются независимо друг от друга. В период цветения они различаются главным образом размерами. В дальнейшем наружный интегумент продолжает разрастаться, тогда как внутренний подвергается деструкции. У развивающихся плодов, собранных в июле (через 2—2.5 месяца после оплодотворения), бо́льшая часть спермодермы образована наружным интегументом. Эпидерма наружного интегумента в это время состоит из крупных, нередко слегка сдавленных клеток. Под ней располагается очень широкий слой паренхимы, клетки которой подверглись частичной облитерации (рис. 2, *2*). Внутренний интегумент на этой стадии представлен главным образом внутренней эпидермой, в изгибах которой сохраняются остатки более периферических слоев (рис. 2, *3*). Клетки внутренней эпидермы слегка вытянуты в горизонтальном направлении, прямоугольные, с крупными ядрами.

Род *Celtis* отличается от рода *Ulmus* по особенностям поведения в процессе развития семени не только интегументов, но и нуцеллуса. Так, эпидермальные клетки нуцеллуса *Celtis caucasica* при развитии семени дегенерируют почти одновременно с основной массой нуцеллярной ткани (рис. 2, *3*, *4*), в то время как у *Ulmus laevis*, *U. glabra* они сохраняются в течение продолжительного периода (рис. 1, *4*, *5*). После разрушения нуцеллуса у *Celtis caucasica* дальнейшим процессам дегенерации подвергаются ткани обоих интегументов, расположенные снаружи от внутренней эпидермы внутреннего интегумента. Их бесструктурные остатки нередко сохраняются по периферии однослойной кожуры зрелого семени, образованной одним рядом клеток внутренней эпидермы внутреннего интегумента (рис. 2, *5*).

Несмотря на однорядность, спермодерма представителей рода *Celtis* механически прочная. Клетки, образующие ее, лишены ядер и имеют своеобразный рисунок утолщений оболочек (рис. 2, *6*). Толщина кожуры зрелого семени *Celtis caucasica* составляет в среднем только 6 мкм.

По характеру развития и строения спермодермы к роду *Celtis* очень близок род *Trema*.

Семяпочка *Trema orientalis* амфитропная, эпитропная, двупокровная, крассинуцеллятная. Покровы семяпочки сильно редуцированы. Как наружный, так и внутренний интегументы обычно двух-трехрядные (рис. 2, *7*, *8*). В процессе развития семени разрушению в первую очередь подвергаются клетки наружной эпидермы внутреннего интегумента (рис. 2, *9*), а затем разрушается и наружный интегумент, как это наблюдается у представителей рода *Celtis*. В процессе развития семени нуцеллус также полностью лизируется.

Спермодерма зрелого семени рода *Trema*, так же как и рода *Celtis*, представлена одним рядом клеток внутренней эпидермы внутреннего интегумента (рис. 2, *10*); толщина ее 7—10 мкм. Снаружи от нее видны бесструктурные остатки облитерированных паренхимных клеток. С внутренней стороны спермодерма выстилается мощным слоем кутикулы.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Спермодерма представителей сем. *Ulmaceae* образуется обоими интегументами; в сем. *Celtidaceae* в ее образовании принимает участие только внутренний интегумент.

2. В сем. *Ulmaceae* (роды *Ulmus*, *Zelkova*) спермодерма состоит из трех слоев — наружной эпидермы, слоя облитерированных клеток и внутренней эпидермы. У рода *Hemiptelea* при развитии семени почти полностью разрушается слой паренхимных клеток обоих интегументов, поэтому спермодерма двухслойная.

3. В сем. *Celtidaceae* (роды *Celtis*; *Trema*) спермодерма однослойная, образована одним рядом клеток внутренней эпидермы внутреннего интегумента.

4. Помимо различий в строении спермодермы зрелого семени, представители родов *Ulmus* и *Celtis* различаются по характеру ее развития. У рода *Ulmus* на ранних стадиях развития семени граница между интегументами становится незаметной и они образуют единую ткань; у *Celtis* интегументы облитерируются независимо друг от друга. У рода *Ulmus* эпидерма нуцеллуса, а нередко и субэпидермальный ряд клеток при развитии семени длительное время сохраняются; у рода *Celtis* они разрушаются одновременно с глубжерасположенными нуцеллярными слоями.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенов Е. С. (1967). Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 11. — Белостоков Г. П. (1962). О строении семян некоторых древесных пород. Бот. ж., 47, 11. — Черник В. В. (1980). Особенности строения и развития перикарпия представителей семейств *Ulmaceae* Mirb. и *Celtidaceae* Link. Бот. ж., 65, 4. — Юдин В. Г. (1957). Анатомо-морфологические особенности развития плодов некоторых видов клена. Бот. ж., 42, 2. — Capoor S. P. (1937). The life history of *Holoptelea integrifolia* Planch. (*Ulmaceae*). Beihefte Bot. Zbl., 57, Abt. A. — Netolitzky F. (1926). Die Anatomie der Angiospermen-Samen. In: Handbuch der Pflanzenanatomie, 10, 14. Herausg. von K. Linsbauer. Berlin, Gebrüder Borntraeger.

Центральный ботанический сад АН БССР,
Минск.

Получено 9 VI 1980.

SUMMARY

The two- and three-layered seed coat of the representatives of the *Ulmaceae* (*Ulmus*, *Hemiptelea*, *Zelkova*) is formed by the tissue of both integuments. The *Celtidaceae* representatives (*Celtis*, *Trema*) have one-layered seed coat, formed by the inner epidermis of inner integument.

УДК 56 : 581 (478.9)

А. Г. Штефырца

ПРЕДСТАВИТЕЛИ РОДОВ *PYRACANTHA, PISTACIA, BERCHEMIA* И *PALIURUS* В РАННЕСАРМАТСКОЙ ФЛОРЕ БУРСУКА (МОЛДАВИЯ)

A. G. SHTEPHYRTZA. REPRESENTATIVES OF THE GENERA *PYRACANTHA, PISTACIA, BERCHEMIA* AND *PALIURUS* IN THE EARLY SARMATIAN FLORA OF BURSUK (MOLDAVIA)

Описаны виды *Pyracantha coccinea* (fossilis), *Pistacia miochinensis*, *P. miocenica*, *Berchemia multinervis*, *Paliurus tiliaefolius*, которые принадлежат к редко встречающимся в ископаемом состоянии родам. Исследования остатков листьев из Бурсука пополнили ископаемую флору Молдавии 5 новыми видами и двумя родами — *Pistacia* и *Berchemia*.

Исследования остатков листьев подтверждают наши выводы о том, что раннесарматская флора Бурсука включала в своем составе наряду с видами мезофильных лесов и большое число видов растительных группировок сухих местообитаний. Наличие в рассматриваемой флоре видов, близких к современным *Pistacia terebinthus* и *Pyracantha coccinea*, свидетельствует о том, что отдельные элементы современной средиземноморской флоры в сходном облике сформировались уже к началу верхнего миоцена. Возможно, что к этому времени стали близкими к современным средиземноморским и отдельные растительные группировки.

Раннесарматская флора Бурсука известна по результатам исследования ископаемых плодов и семян (Негру, 1972, 1980), по отпечаткам листьев (Штефырца, 1974, 1978, 1980) и остаткам пыльцы и спор (Мицул, 1977). Общий список этой флоры включает более 140 видов ископаемых растений, из которых 41 описан по отпечаткам листьев.

Материалом для данной статьи послужили остатки листьев первых сборов, которые ранее были определены только предварительно, и частично некоторые остатки, собранные летом 1977 г. Предварительные определения были приведены нами в виде списка (Штефырца, 1978). В результате детальной обработки части этих форм установлены 5 новых для флоры Бурсука видов ископаемых растений: *Pyracantha coccinea* Roem. (fossilis), *Pistacia miochinensis* Hu et Chaney, *P. miocenica* Sap., *Berchemia multinervis* (A. Br.) Heer, *Paliurus tiliaefolius* (Unger) Bůžek.

В ископаемом состоянии вышеназванные виды встречаются довольно редко, особенно первые три, поэтому их находка в Бурсуке имеет определенный интерес. Виды *Pistacia miocenica* и *Berchemia multinervis* представлены семью экземплярами каждый, а остальные три вида — единичными.

Исследования остатков листьев из Бурсука пополнили ископаемую флору Молдавии двумя родами — *Pistacia* и *Berchemia* — и 5 видами, которые приведены выше.

Исключительно интересно наличие во флоре двух видов фисташки: *Pistacia miochinensis* и *P. miocenica*. Современные аналоги этих видов соответственно *P. chinensis* Bunge и *P. terebinthus* L. довольно резко различаются по экологии. Так, *P. chinensis* произрастает в Восточном Китае в равнинных лесах, в то время как *P. terebinthus* является характерным видом для средиземноморского маквиса.

Не менее интересна и находка листьев *Berchemia*, известной до сих пор в СССР только в миоцене Предкарпатья и в неогене Кавказа. Ее близкий современный вид — *B. scandens* (Hill.) C. Koch — лиана, произрастающая в ши-

роколиственных лесах в юго-восточных штатах Северной Америки. В Бурсуке берхемия представлена большим количеством отпечатков по сравнению с другими местонахождениями, известными на территории СССР.

Pyracantha и *Paliurus* — кустарники; первый — вечнозеленый, а второй — листопадный. Виды обоих родов произрастают на сухих солнечных склонах, а первого — и на лесных опушках в зарослях кустарников. Наличие в исследуемой флоре *Pyracantha* обогащает состав подлеска из вечнозеленых кустарников, в котором ранее установлены *Buxus* и *Mahonia*; *Paliurus* увеличивает элементы растительных группировок сухих местообитаний из листопадных кустарников, а *Berchemia* указывает на разнообразие лиан.

Таким образом, исследования остатков листьев подтверждают наши выводы о том, что раннесарматская флора Бурсука заключала в своем составе наряду с видами мезофильных лесов и большое число видов растительных группировок сухих местообитаний. Наличие в рассматриваемой флоре видов, близких к современным *Pistacia terebinthus* и *Pyracantha coccinea*, свидетельствует о том, что отдельные элементы современной средиземноморской флоры в сходном облике сформировались уже к началу верхнего миоцена. Возможно, что к этому времени стали близкими к современным средиземноморским и отдельные растительные группировки.

Все описанные образцы хранятся в Ботаническом саду АН Молдавской ССР. Фотографии и рисунки выполнены автором, фотографии листьев современных растений — Т. Н. Нарышкиной.

Автор пользуется случаем поблагодарить И. А. Ильинскую за ценные советы при оформлении данной статьи.

Ниже приводятся описание и изображение ископаемых видов растений.

Rosaceae

Pyracantha coccinea Roem. (fossilis)

(рис. 1, *A*; рис. 2, *4*, *5* — см. вклейки)

1967. *Pyracantha coccinea* Roem. fossilis, Колаковский и Ратиани, Плиоценовая флора Малых Ширак, с. 48, табл. VIII, фиг. 4—6.
1935. *Pyracantha coccinea* Roem., Stefanoff a. Jordanoff, Plioc. Fl. Sofia, p. 56, fig. 53.
1952. Колаковский, Плиоценовая флора Сухуми, с. 115, табл. IX, рис. 8.
1964. Кутузкина, Сарматская флора Армавира, с. 208, табл. XI, фиг. 13—15; табл. XVII, фиг. 13.
1974. Пурцеладзе и Цагарели, Мэотическая флора юго-западной Грузии, с. 83, табл. XVI, фиг. 3.
1978. *Pyracantha* sp. cf. *P. coccinea* Roem., Штефырца, Новые данные к раннесарматской флоре Бурсука, с. 366.
1980. *P. coccinea* Roem. foss., Zastawniak, Sarmatian leaf flora from the southern margin of the Holy Cross Mts. (South Poland), p. 70, Pl. III, 9; fig. 11, *1*.

Исследованные экземпляры: 725.

На образце 725 сохранился почти полный лист (без части верхушки). Вероятная длина его 4.5 (сохранилось 3.9), а ширина 1.4 см. Лист обратноланцетный. Узкоклиновидное основание постепенно низбегает на тонкий черешок около 2 мм длины. Верхушка, вероятно, острая. Край листа зубчатый; зубцы мелкие, острые наклоненные, слегка клювовидно загнутые, прижатые, с округлой спинкой и короткой вогнутой верхней стороной. Главная жилка резко выраженная, прямая, в верхней части примерно в 2 раза тоньше, чем в нижней. От нее отходят под углом 50° 6—8 пар вторичных жилок; они тонкие, очередные, местами изогнутые, у края соединяются друг с другом петлями или разветвляются, не доходя до края, и дают ответвления в зубцы. Очень тонкие, редкие третичные жилки отходят от вторичных под острым углом перпендикулярно главной жилке.

Ископаемый лист по общей форме и форме основания, характеру зубчиков очень сходен с листьями *P. coccinea* Roem., отличаясь от них более длинными зубчиками (рис. 2, *6*).

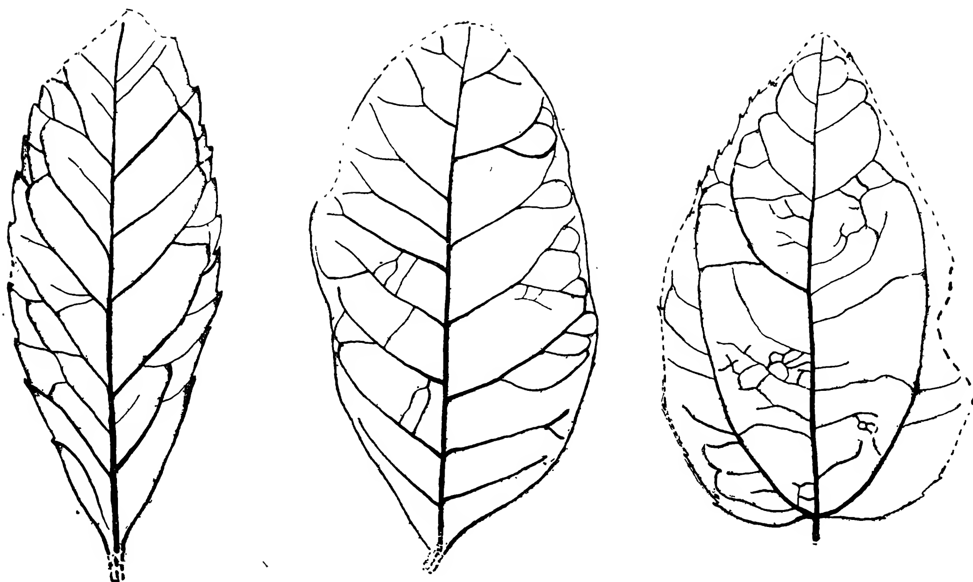


Рис. 1. *Pyracantha coccinea* (fossilis), экз. 725, ×2 (*А*); *Pistacia mioceniса* Sap., экз. 716, ×1.5 (*Б*) и *Paliurus tiliaefolius*, экз. 596, ×2 (*В*).

Современная *P. coccinea* — светолюбивый вечнозеленый кустарник до 2 м высоты. Распространен на Кавказе, в Крыму, Иране, Малой Азии, Италии. На Кавказе встречается на низменностях в нижнем и реже среднем горных поясах, главным образом по опушкам лесов, на галечниках вдоль рек. Обычна среди зарослей кустарников в сообществе с представителями родов *Paliurus*, *Cotinus* и другими растениями, характерными для более или менее засушливых местообитаний (Пилипенко, 1954).

P. coccinea, описанная впервые из плиоцена Болгарии, установлена в СССР из верхнего плиоцена Абхазии (Сухуми), Малых Ширак, мэотиса Грузии, вехрнего сармата Армавира, миоцена Польши. Кроме того, отпечатки листьев *Pyracantha* sp. описаны из нижнего сармата Крынки (Криштофович, Байковская, 1965). Остаток плода *Pyracantha* того же родства обнаружен во флоре Бурсука А. Г. Негру (1972) и описан под названием *Pyracantha* cf. *coccinea* Roem. По пыльце данный род в ней не обнаружен.

Anacardiaceae
Pistacia miochinensis Hu et Chaney

(рис. 2, *1*, *2*)

1940. Hu and Chaney, Miocene flora from Shantung province, p. 62, t. 36, fig. 3, 5, 9.
1960. Колаковский, Третье дополнение к Кодорской плиоценовой флоре, с. 35, табл. I, фиг. 3.
1964. Колаковский, Плиоценовая флора Кодора, стр. 40, табл. VI, фиг. 4.
1978. Штефырца, Новые данные к раннесарматской флоре Бурсука, с. 366.

Тип. Отпечатки листьев, описанные H. Hu и R. Chaney (1940, l. c.) из миоцена Шаньваня.

Исследованные экземпляры: 595.

Листочек 4.1 см длины и 1.4 см ширины, ланцетный, асимметричный, цельнокрайный. Основание клиновидное. Верхушка удлиненно-заостренная, кончик (примерно 1 мм) не сохранился. Главная жилка постепенно утончается по мере приближения к верхушке, слегка изогнутая. Вторичные жилки в числе 12—

14 пар, отходят от главной под углом 60—65°, очередные, выше своей середины вильчато ветвятся; конечные их разветвления подходят близко к краю и петлевидно соединяются друг с другом. Между вторичными жилками развиты почти во всех интервалах промежуточные жилки, часть из них меньше чем вдвое уступает по длине вторичным жилкам. Третичные жилки редкие, образуют крупные ячейки, внутри которых видны мелкие ячейки, образованные жилками четвертого порядка, и разветвленные альвеолы в них.

По общей форме, форме основания и верхушки, ветвистости вторичных жилок ископаемые листочки близки к листочкам современного восточно-китайского вида *P. chinensis* Bunge (рис. 2, *3*).

В ископаемом состоянии *P. miochinensis* был известен только из миоцена Китая и Японии и из понта Кодора. На территории Молдавии в ископаемом состоянии встречается впервые. По остаткам плодов и пыльце данный род во флоре Бурсука не обнаружен.

Pistacia miocenica Sap.

(рис. 1, *Б*; рис. 3, *4—6* — см. вклейку)

1868. *Pistacia miocenica* Sap., Études sur la végétation du sud-est de la France a l'époque tertiaire (Fl. des argiles du bassin de Marseille, p. 52, t. VI, fig. 4—6).

1965. *Pistacia* cf. *P. miocenica* Sap., Криштофович и Байковская, Сарматская флора Крынки, с. 92, табл. XXIII, фиг. 1.

1974. *P. miocenica* Sap., Пурцеладзе и Цагарели, Мэотическая флора юго-западной Грузии, с. 87, табл. XVII, фиг. 3, 4.

1978. *Pistacia terebinthus* L. fossilis, Штефырца, Новые данные к раннесарматской флоре Бурсука, с. 366.

Исследованные экземпляры: 716, 717, 723, 732, 872, 874, 1384.

Лектотип. Листочек из среднеолигоценовых отложений вблизи окрестностей Марселя (Saporta, 1868, l. c.), изображенный на табл. VI, фиг. 5 (левый).

Листочки 2.9—5.5 см длины и 1.7—2.2 см ширины, асимметричные, эллиптические или продолговато-овальные. Основание узко- или ширококлиновидное, асимметричное. Широкая верхушка внезапно оттянута в короткое острие. Край слегка волнистый. Главная жилка к верхушке слегка утончается. Вторичные жилки в числе 11—13 пар, прямые или слегка дугообразно изогнутые, очередные или попарно сближенные, отходят от главной под углом около 60°, в верхней части ветвятся, конечные веточки петлевидно соединяются друг с другом у края листочка. В одном-двух интервалах имеются промежуточные жилки.

Описываемые листочки по своей форме, по форме основания и особенностям жилкования очень сходны с типовыми (Saporta, 1868, l. c.), особенно с листочками, изображенными на фиг. 5, табл. VI. *P. miocenica* отличается от описанного выше вида *P. miochinensis* более широкими листочками, верхушкой, почти симметричной основанию, а главное — иным характером ветвлений вторичных жилок у края листочков.

По форме, размеру и особенностям жилкования листочки ископаемого вида проявляют исключительное сходство с листочками современного *P. terebinthus* L., распространенного на Канарских островах и побережье Средиземного моря. Растет на сухих каменистых склонах, в нижнем поясе в составе маквиса (Соколов, 1958).

P. miocenica известен из олигоценовых отложений юга Франции (Марсель), из сармата Украины (Крынка) и из мэотиса юго-западной Грузии. Возможно, к этому же виду относится *P. terebinthus* L. fossilis, установленный из нижнего плиоцена Кодора (Колаковский, 1964). Из позднего сармата Нахичевани описаны еще остатки другого вида фисташки — *P. lentiscus* L. (Тахтаджян, Гохтуни, 1972), который резко отличается от *P. miocenica* значительно меньшими размерами листочков.

Rhamnaceae

Berchemia multinervis (A. Br.) Heer

(рис. 3, *1*, *2*; рис. 4, *1*, *2* — см. вклейку)

1836. *Rhamnus multinervis* Al. Braun in Buckland, Geology and mineralogy considered with reference to natural theology, I, p. 513.
1845. *Karwinskia multinervis* (Al. Br.) Al. Braun, Tertiär-Flora von Oeningen, p. 172.
1847. Unger, Chloris protogaea, p. 147, t. 50, fig. 5.
1859. *Berchemia multinervis* (Al. Br.) Heer, Fl. tertiaria Helvetiae III, p. 77, t. 128, fig. 9—18.
1955. Узнадзе, Сарматская флора Грузии, с. 47, табл. V, фиг. 4.
1964. Колаковский, Плиоценовая флора Кодора, с. 127, табл. L, фиг. 1—2.
1967. Колаковский и Ратиани, Плиоценовая флора Малых Ширак, с. 47, табл. 8, фиг. 1.
1971. Bůžek, Tertiary flora from the Northern Part of the Pětipsy Area (North-Bohemian Basin), p. 73, t. 32, fig. 12—15, t. 33, fig. 22, 23.
1974. Пурцеладзе и Цагарели, Мэотическая флора юго-западной Грузии, с. 95, табл. XVIII, фиг. 7, 8.
1977. Шварьова, Доповнення до міоценовоі флори Мишина у Прикарпатті, с. 100.
1978. Штефырца, Новые данные к раннесарматской флоре Бурсука, с. 366.

Лектотип. Отпечаток листа из сармата Энингена, описанный О. Heer (1859, l. c., t. CXXIII, fig. 11).

Исследованные экземпляры: 579—582, 620, 630, 634.

Листья мелкие, 2.2—5 см длины и 1.1—3 см ширины, наибольшая ширина у всех листьев около середины. Листья узко- или широкоэллиптические с округлым или слегка сердцевидным основанием и острой верхушкой. Край цельный, слегка волнистый. Вторичные жилки в числе 7—9 пар, параллельные, отходят от главной под углом 30—50°, в нижней части супротивные, в верхней очередные. Вначале они прямые, затем дугообразно изгибающиеся и у самого края соединяющиеся петлями. Третичные жилки многочисленные, по 10—16 на 1 см, косорасположенные к вторичным, слегка извилистые, некоторые из них вильчато ветвящиеся. Тонкие жилки четвертого порядка образуют рыхлую сеть многоугольников между третичными.

По общей форме, по форме основания, верхушки, края, по характеру жилкования описываемые листья очень сходны с типовыми листьями, описанными в указанных выше работах. Из современных видов к *B. multinervis* особенно близок североамериканский вид *B. scandens* (Hill.) C. Koch (=*B. volubilis* DC.), что отметил еще Heer (1859, l. c.) (рис. 3, *3*). *B. scandens* — лиана, произрастающая в юго-восточных штатах США от Виргинии и Флориды до Миссури и Техаса, на прибрежной равнине. Растет в густых и сырых широколиственных лесах, высоко взбираясь на деревья (Грубов, 1958).

Другой восточноазиатский близкий вид — *B. racemosa* Siebold et Zucc. — кустарник, растет в негустых горных лесах и на их опушках, в зарослях кустарников по берегам рек. Распространен в Японии (острова Хонсю, Кюсю) и на о. Тайвань. Определенное сходство описываемые листья обнаруживают, как указывают некоторые авторы, с восточноазиатскими видами *B. giraldiana* C. K. Scheid и *B. lineata* DC., однако у первого вида листья очень крупные, а у второго мелкие, не превышают 3 см.

Колаковский (1964) указывает, что *B. multinervis* встречается довольно редко; известен в миоценовых флорах Южной Европы, в сармате восточной и западной Грузии, в плиоцене Ширак и Кодора. На территории Молдавии установлен впервые. По остаткам плодов, семян и пыльце во флоре Бурсука данный род не обнаружен.

Paliurus tiliaefolius (Unger) Bůžek

(рис. 1, *B*; рис. 4, *3*, *4*)

1971. Bůžek, Tertiary Flora fromthe Northern Part of the Pětipsy Area (North-Bohemian Basin), p. 74, t. XXXIII, fig. 1—21; t. XXXIV, fig. 1—17.
1847. *Ceanothus tiliaefolius* Ung., Chloris protogaea, p. 143, t. 49, fig. 1—6.
1847. *Paliurus favonii* Ung., l. c., p. 147, t. 50, fig. 7, 8
1859. *Zizyphus tiliaefolius* (Ung.) Heer, Fl. tertiaria Helvetiae, p. 75, t. 123, fig 1—7.
1978. *Paliurus* sp. Штефырца, Новые данные к раннесарматской флоре Бурсука, с. 366.

Т и п. Отпечатки листьев из гельвета Паршлуга, изображенные Унгером (Unger, l. c.).

Исследованные экземпляры: 596.

Лист яйцевидный, 3.2 см длины и 2 см ширины, с наибольшей шириной при основании. Основание слабо сердцевидно-выемчатое со слегка обнаженными жилками. Верхушка острая, кончик не сохранился. Край зубчатый, зубцы мелкие, острые, в нижней части по 3—4, а в верхней по 6—7 на 1 см края, наиболее полно сохранились на левой половине листа. Главная жилка слегка изогнутая, утончается начиная с середины листа. От основания, кроме главной, отходят под углом 58—60° базальные жилки, которые дугообразно изгибаются и в верхней трети листа утончаются и петлевидно соединяются с вторичными жилками. От них кнаружи отходят многочисленные ответвления (8—10), которые также петлевидно соединяются и посылают веточки в зубцы или в выемки между зубцами. Расстояние между главной и базальными жилками в 2 раза больше расстояния от базальных до края листа. Вторичные жилки в числе четырех начинаются несколько выше середины на расстоянии 1.5 см от основания листа, ответвляются от главной под углом около 60°, дугообразные, нижние супротивные, верхние попарно сближенные, петлевидно соединяются у края. От главной жилки в нижней части листа под углом около 65° отходят несколько промежуточных жилок, которые теряются в сети третичных. Третичные жилки образуют крупные многоугольники, внутри которых видны крупные ячейки, образованные жилками четвертого порядка. Сохранился остаток черешка 0.2 см длины.

Исследованный лист по своей форме, резко выраженным и достаточно высоко поднимающимся базальным жилкам близок к типовым листьям (Unger, 1847, l. c.), особенно к листьям, изображенным на fig. 2, 5, t. 49, а также к листьям этого вида из третичной флоры Чехословакии (Bůžek, 1971, l. c., t. 34, fig. 3—10). *P. tiliaefolius* обнаруживает близкое сходство с современным *P. spina-christii* Mill. (рис. 4, *5*), произрастающим на сухих глинистых, щебнистых и каменистых солнечных склонах холмов и гор до 1500 м над ур. м., где он нередко образует непроходимые заросли и растет также совместно с другими ксерофильными кустарниками. Распространен по южному берегу Крыма, на Кавказе, в горной Средней Азии и Средиземноморье (Грубов, 1958).

В ископаемом состоянии в близких по возрасту и территории флорах этот род по остаткам приводится как *Paliurus* sp. (Якубовская, 1950; Криштофович, Байковская, 1965). В нижнеплиоценовой флоре Кушука (Корнилова, 1960) описаны виды *P. ovoideus* (Goepp.) Heer и *P. zaporogensis* Krysht. Во флоре туфогенных отложений Вале (Челидзе, 1970) описаны *P. spina-christii* Mill. var. *fossilis*, кроме того *Zizyphus tiliaefolius* Heer и *Zizyphus* sp. Во флоре нижнего сармата Наславчи Якубовская (1955) приводит *Zizyphus tiliaefolius* Heer, а в сармате Армавира Кутузкина (1964) — *Zizyphus* sp. Необходим пересмотр всех этих остатков, возможно, они все также относятся к *P. tiliaefolius*; однако это нельзя сделать по опубликованным данным.

Во флоре Бурсука по остатку плода Негру (1972) установил *Paliurus* cf. *ramosissimus* Poir., близкий к современному *P. ramosissimus* Poir. Однако описываемый нами лист резко отличается от листьев *P. ramosissimus* яйцевидной формой, мелкозубчатым краем и базальными жилками, поднимающимися только немного выше середины листа. Таким образом, листья обнаруживают сходство

с современным *P. spina-christi* Mill., а плод — с *P. ramosissimus* Poir, что можно объяснить двояко: или во флоре Бурсука существовали 2 вида, или же был один вид, близкий к двум современным видам.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. (1958). *Rhamnaceae*. В кн.: Деревья и кустарники СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Колаковский А. А. (1952). Плиоценовая флора Сухуми. Тр. Сухумск. бот. сада, 7. — Колаковский А. А. (1959). Второе дополнение к кодорской плиоценовой флоре. Тр. Сухумск. бот. сада, 12. — Колаковский А. А. (1960). Третье дополнение к Кодорской плиоценовой флоре. Тр. Сухумск. бот. сада, 13. — Колаковский А. А. (1964). Плиоценовая флора Кодора. Сухумск. бот. сад, Монографии, 1. — Колаковский А. А., Ратиани Н. К. (1967). Плиоценовая флора Малых Ширак. Тр. Сухумск. бот. сада, 16. — Корнилова В. С. (1960). Нижнемиоценовая флора Кушука. Алма-Ата, Изд. АН КазССР. — Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. (1965). Сарматская флора Крынки. М.; Л., Наука. — Кутузкина Е. Ф. (1964). Сарматская флора Армавира. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, 5. М.; Л., Изд. АН СССР. — Мицул Е. З. (1977). Сравнительный анализ результатов изучения ископаемой флоры Молдавии различными палеоботаническими методами. В кн.: Фаунистические комплексы и флора кайнозоя Причерноморья. Кишинев, Штиинца. — Негру А. Г. (1972). Раннесарматская флора северо-востока Молдавии. Кишинев, Штиинца. — Негру А. Г. (1980). Новые данные о раннесарматской флоре с. Бурсук. Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, 5. — Пилипенко Ф. С. (1954). *Rosaceae*. В кн.: Деревья и кустарники СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Пурцеладзе Х. Н., Цагарели Е. А. (1974). Мэотическая флора юго-западной Грузии. Тбилиси, Мецниереба. — Соколов С. Я. (1958). *Anacardiaceae*. В кн.: Деревья и кустарники СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Тахтаджян А. Л., Гохтуни Н. Г. (1972). Позднесарматские растения из нахичеванских соленосных отложений. Бот. ж., 57, 2. — Узнадзе М. Д. (1955). Сарматская флора Грузии. Тр. Геол. инст., сер. геолог., 8 (13). — Челидзе Л. Т. (1970). Флора туфогенных отложений Вале. Тбилиси, Мецниереба. — Шварьова Н. Я. (1977). Доповнення до міоценової флори Мишина у Прикарпатті. Укр. бот. ж., 34, 1. — Штефырца А. Г. (1974). Раннесарматская флора Бурсука. Кишинев, Штиинца. — Штефырца А. Г. (1978). Новые данные к раннесарматской флоре Бурсука. VI Делегат. съезд ВБО. Тез. докл. М.; Л., Наука. — Штефырца А. Г. (1980). Новый вид рода *Cocculus* (*Menispermaceae*) из миоцена Молдавии. В кн.: Четвертичные и неогеновые фауны и флоры Молдавской ССР. Кишинев, Штиинца. — Якубовская Т. А. (1950). О новых находках сарматской флоры в Молдавии. Бот. ж., 35, 5. — Якубовская Т. А. (1955). Сарматская флора Молдавской ССР. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 11. — Braun A. (1845). Die Tertiärflora von Oeningen. Neues Jahrb. Min. Geol. und Petrefaktenk., Stuttgart. — Buckland W. (1836). Geology and mineralogy considered with reference to natural theology, I. London. — Bůžek Č. (1971). Tertiary flora from the northern part of the Pětipsy area (North-Bohemian Basin). Rozpr. Ústředn. Ust. geol., 36. — Heer O. (1859). Flora tertiaria Helvetiae, 3. Winterthur. — Hu H. H., Chaney R. W. (1940). A Miocene flora from Shantung province, China. Carnegie Inst. Washington Publ., 507. — Saporta G. (1868). Études sur la végétation du sud-est de la Françe a l'époque tertiaire (Flore des argiles du bassin de Marseille). Ann. Sci. Nat., sér. V, 9. — Stefanoff B., Jordanoff D. (1935). Studies upon the Pliocene flora of the plaine of Sofia. Сб. на Бълг. Акад. на Науките, 29. — Unger F. (1847). Chloris protogaea. Leipzig. — Zastawniak E. (1980). Sarmatian leaf flora from the southern margin of the Holy Cross Mts. (South Poland). Prace Muzeum Ziemi, 33.

Ботанический сад АН МССР,
Кишинев.

Получено 23 II 1981.

SUMMARY

The species *Pyracantha coccinea* Roem. (fossilis), *Pistacia miochinensis* Hu et Chaney, *P. miocenica* Sap., *Berchemia multinervis* (A. Br.) Heer, *Paliurus tiliaefolius* (Unger) Bůžek, belonging to the genera that rarely occur in fossil state, have been established according to the leaf imprints in the early Sarmatian flora of Bursuk. Of particular interest is the occurrence of *Pistacia miocenica*, closely related to *P. terebinthus* — a characteristic species of the Mediterranean maquis, as well as of the shrubs *Pyracantha* and *Paliurus*, and the finding of the *Berchemia* leaves. The latter has been until now known in the USSR only from the Miocene of the Precarpathians and from the Neogene of the Caucasus.

Studies of the leaf remains from Bursuk have added two new genera: *Pistacia* and *Berchemia*, as well as 5 listed above species to the fossil flora of Moldavia.

СООБЩЕНИЯ

УДК 576.312.37 : 582.89

Н. М. Соловьева, М. Г. Васильева, М. Г. Пименов, В. Д. Турков, Н. Н. Жигарева

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ РОДА *FERULA* (*UMBELLIFERAE*)

N. M. SOLOVIOVA, M. G. VASILIEVA, M. G. PIMENOV, V. D. TURKOV, N. N. ZHIGAREVA. KARYOSYSTEMATIC STUDY OF THE GENUS *FERULA* (*UMBELLIFERAE*)

Впервые изучены кариотипы 37 видов рода *Ferula* (*Umbelliferae*). Проведена классификация кариотипов методом кластер-анализа. По характеру сходства кариотипов исследованные виды разделены на 5 групп. Между классификацией рода *Ferula*, разработанной на основе анализа комплекса морфологических и химических признаков, и классификацией кариотипов корреляция не наблюдается.

Род *Ferula*, один из крупнейших в сем. *Umbelliferae*, изучен в кариологическом отношении очень слабо. Достаточно сказать, что справочник «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) приводит числа хромосом лишь для 9 видов рода *Ferula*, в то время как всего в этом роде насчитывается 140—150 видов. Кроме того, то немногое, что было известно ранее о хромосомных числах представителей этого рода, и новые данные, выявленные в процессе нашей работы (Ретина, Пименов, 1977), свидетельствовали о поразительной однородности чисел ($2n=22$) в этом роде. Естественно возник вопрос, есть ли у кариосистематического метода какие-либо перспективы в таксономии этого полиморфного и сложного рода зонтичных? Такие перспективы можно было искать лишь в изучении морфологии хромосом, которая оставалась до последнего времени совершенно не исследованной. Однако первые морфометрические исследования хромосом 6 видов из разных внутриродовых таксонов (Турков и др., 1978) дали несколько неожиданные результаты — у далеких в систематическом отношении видов оказались более сходные кариотипы, чем у видов, таксономически более близких. Поэтому возникает необходимость проверки соответствия кариологической и морфологической дифференциации на более широком материале, включающем представителей большинства внутриродовых подразделений рода *Ferula*. Это соответствие мы смогли проверить достаточно строго, используя разработанный специально для целей кариосистематического анализа интегральный индекс (Пименов и др., 1980), который позволяет проводить сравнение кариотипов любой пары видов по двум морфометрическим параметрам хромосом — центромерному индексу и относительной длине. Дальнейшая обработка данных методом кластер-анализа позволяет наглядно представить группы близких по кариологическим признакам видов и сравнить эту группировку с классификацией видов рода, выполненной тоже методом кластер-анализа, но на основе широкой совокупности морфологических, анатомических и химических признаков (Пименов и др., 1978).

Материал и методика

Материал для данного исследования был собран преимущественно в природе (в Средней Азии), частично — на участке систематики зонтичных Ботанического сада Московского государственного университета (МГУ), на который были

пересажены живые растения из естественных местообитаний. Всего нами было изучено 37 видов рода *Ferula*. Географическое происхождение материала указано в табл. 1. Контрольные гербарные образцы хранятся в гербарии МГУ (MW),

ТАБЛИЦА 1

Географическое происхождение изученных видов рода *Ferula*

№ п. п.	Вид	Место сбора материала
1	*F. akitschkensis* B. Fedtsch. ex K.-Pol.	Казахстан, Талды-Курганская обл., урочище Ак-Ичке
2	*F. badrakema* K.-Pol.	Туркмения, Калаи-Мор
3	*F. caspica* Bieb.	Калмыкия, между Ульдугеном и Элистой
4	*F. clematidifolia* K.-Pol.	Таджикистан, хр. Петра I, долина р. Обихингоу
5	*F. communis* L.	Франция, Париж, Музей естественной истории
6	*F. diversivittata* Regel et Schmalh.	Узбекистан, Самаркандская обл., Зеравшанский хр., перевал Аман-Кутан
7	*F. dshizakensis* Korov.	Узбекистан, хр. Нуратау, Пиазлы
8	*F. euxina* M. Pimen.	Украина, Аскания-Нова
9	*F. fedoroviorum* M. Pimen.	Киргизия, Кокомерен, Кызыл-Ой
10	*F. foetida* (Bunge) Regel (*F. assa-foetida* auct. non L.)	Таджикистан, Ленинабадская обл., Ферганская долина, между Салгаром и оз. Оксукон
11	*F. foetidissima* Regel et Schmalh.	Таджикистан, Туркестанский хр., ручей Хушикат
12	*F. karatavica* Regel et Schmalh.	Киргизия, Чаткальский хр., Афлатун
13	*F. kelleri* K.-Pol.	Казахстан, Алма-атинская обл.
14	*F. kirialovii* M. Pimen.	Казахстан, Сайрам-су
15	*F. kokanica* Regel et Schmalh.	Таджикистан, Кухи-Фруш
16	*F. korshinskyi* Korov.	Киргизия, Алайский хр., Суфи-Курган
17	*F. kuhistanica* Korov.	Киргизия, перевал Кокбель, по дороге на Ташкумыр
18	*F. lapidosa* Korov.	Киргизия, хр. Алатау, Аламедин
19	*F. lehmannii* Boiss.	Казахстан, Челкар
20	*F. leiophylla* Korov.	Казахстан, Алма-атинская обл., долина р. Кансай
21	*F. leucographa* Korov.	Казахстан, Чикментская обл., долина р. Бугунь
22	*F. lipskyi* Korov.	Узбекистан, окр. Сузака
23	*F. malacophylla* M. Pimen. et J. Baranova	Казахстан, оз. Ащикуль
24	*F. nuratavica* M. Pimen.	Узбекистан, Нуратау, Актау
25	*F. olgae* Regel et Schmalh.	Киргизия, долина р. Кокомерен
26	*F. oopoda* (Boiss. et Buhse) Boiss.	Туркмения, Кара-Кала
27	*F. ovina* (Boiss.) Boiss.	Таджикистан, Зеравшанский хр., Тагоби-Джурф
28	*F. penninervis* Regel et Schmalh.	Казахстан, Аксу-Джабаглы
29	*F. sadlerana* Ledeb.	Румыния, Клуж
30	*F. schtschurowskiana* Regel et Schmalh.	Казахстан, оз. Ащикуль
31	*F. sumbul* (Kauffm.) Hook. fil.	Таджикистан, Искандеркуль
32	*F. szowitsiana* DC. (*F. microloba* Boiss.)	Туркмения, пос. Караул
33	*F. syreitschikowii* K.-Pol.	Казахстан, Алтай, между Курчумом и Самаркой
34	*F. tadshikorum* M. Pimen.	Таджикистан, хр. Припянджский Каратау
35	*F. tatarica* Fisch. ex Spreng.	Ростовская обл., Радченское
36	*F. undulata* M. Pimen. et J. Baranova	Туркмения, между Яблоновским и Гауданом
37	*F. violacea* Korov.	Таджикистан, долина р. Сурхоб

образцы плодов — в карпологической коллекции отдела флоры Ботанического сада МГУ.

Изучение кариотипов проводили на давленых препаратах кончиков корней проростков. Подробно методика приготовления препаратов и исследования кариотипов описана в ранее опубликованной работе (Турков и др., 1978). В методику данного исследования были внесены лишь незначительные изменения, а именно была изменена предобработка до фиксации. Корни выдерживали 3 ч в 0.01% растворе колхицина при температуре 20—22 °С.

Результаты исследования

Кариотипы всех изученных видов рода *Ferula* оказались довольно сходными. Все они имеют диплоидный набор хромосом 2n=22 (рис. 1, см. вклейку). Видимо, как это уже отмечалось для некоторых родов (Lee, Langenheim, 1974; Humphries, 1975), эволюция рода проходила исключительно на генном или лишь в небольшой мере на структурном уровне дифференциации.

Кариотипы характеризовались двумя морфометрическими параметрами — относительной длиной L^r и центромерным индексом I^c (табл. 2—4). Кроме того, мы отмечали наличие маркированных спутничных хромосом. Оказалось, что и по морфологии хромосом виды рода *Ferula* довольно сходны. У всех изученных видов имеется большая группа почти симметричных (метацентрических) хромосом (I^c=48—40%), состоящая из 7 пар. Как правило, в эту группу входят 1—3 пары наиболее длинных хромосом (L^r=5.6—5.0%), 3—5 пар средних хромосом (L^r=4.9—4.0%) и часто одна короткая пара ($L^r < 4.0\%$). Остальные пары хромосом неравноплечие (субметацентрические, субакроцентрические и иногда акроцентрические). Одна из пар неравноплечих хромосом имеет у всех видов спутники на коротких плечах; чаще всего это одна из пар мелких хромосом. Межвидовая изменчивость морфологии хромосом в пределах рода *Ferula* проявляется главным образом в группе неравноплечих хромосом, различающихся по степени симметрии.

Нами проведена группировка видов по характеристикам их кариотипов методом кластер-анализа (Пименов и др., 1980) (рис. 2—4). В этой интегральной классификации выделяются 5 групп.

I. *F. badrakema*, *F. leiophylla*, *F. fedoroviorum*, *F. kokanica*, *F. tadshikorum*, *F. oopoda*, *F. szowitsiana*, *F. schtschurowskiana*, *F. kelleri*, *F. karatavica*, *F. violacea*, *F. dshizakensis*, *F. akitschkensis*, *F. kuhistanica*, *F. ovina*, *F. undulata*.

II. *F. communis*, *F. penninervis*, *F. euxina*, *F. kirialovii*, *F. caspica*, *F. nuratavica*, *F. sadlerana*, *F. lipskyi*, *F. malacophylla*, *F. korshinskyi*, *F. tatarica*, *F. lehmannii*, *F. sumbul*, *F. olgae*, *F. foetidissima*, *F. clematidifolia*, *F. leucographa*.

III. *F. lapidosa*, *F. syreitschikowii*.

IV. *F. diversivittata*.

V. *F. foetida*.

Составить характеристики выделенных групп нелегко, так как группировка проводилась по совокупности двух признаков. Тем не менее некоторые особенности групп можно описать, пользуясь табл. 2—4.

I и II группы, как это видно из фенограммы (рис. 5), более близки между собой, чем с остальными группами. III, IV и V группы довольно изолированны и малочисленны. К I и II группам относится большинство видов, и найти простые диагностические признаки между этими группами трудно. Видимо, различия кариотипов этих групп возникают за счет того, что у видов II группы кариотипы более гетероморфные, т. е. разница между хромосомами больше, чем у видов I группы. Кроме того, в кариотипах видов II группы мелкие хромосомы более асимметричные: у большинства видов имеются субметацентрические и субакроцентрические хромосомы.

К III группе относятся два вида — *F. lapidosa* и *F. syreitschikowii*. Их кариотипы сходны между собой и значительно отличаются от кариотипов видов двух первых групп. У этих видов все неравноплечие хромосомы субметацентрические (I^c=34.9—33.7%), причем две пары из них длинные.

В IV группу вошел один вид — *F. diversivittata*, который, кроме длинных метацентрических хромосом, имеет одну пару субметацентрических, две пары мелких субакроцентрических хромосом и одну пару акроцентрических самых коротких хромосом.

Наконец, относящаяся к V группе *F. foetida* в отличие от других видов имеет только 6 пар метацентрических хромосом, две пары субметацентриков и три пары мелких субакроцентрических хромосом.

ТАБЛИЦА 2

Морфометрическая характеристика хромосом I группы видов рода *Ferula*

№ п. п.	L^r, %	I^c, %
	F. badrakema	
1	5.4±0.18	44.4±0.6
2	5.0±0.07	46.0±0.8
3	4.9±0.13	46.1±0.5
4	4.8±0.11	45.1±0.7
5	4.6±0.13	31.4±0.8
6	4.6±0.11	44.7±0.8
7	4.3±0.03	45.4±0.9
8	4.1±0.15	45.9±0.9
9	4.1±0.17	29.7±0.8
10	4.1±0.15	29.1±0.8
11	3.8±0.12	26.9±0.9
	F. fedoroviorum	
1	5.5±0.11	45.9±0.6
2	5.2±0.09	45.7±0.8
3	5.0±0.11	47.3±0.7
4	4.8±0.09	46.8±0.8
5	4.5±0.07	46.1±0.9
6	4.4±0.09	27.6±0.9
7	4.3±0.11	29.7±1.5
8	4.2±0.09	45.4±0.3
9	4.1±0.10	29.4±1.9
10	4.0±0.12	46.6±0.6
11	3.8±0.13	26.2±1.6
	F. tadshikorum	
1	5.8±0.18	44.6±0.7
2	5.6±0.15	45.5±0.9
3	4.8±0.10	46.6±0.3
4	4.6±0.09	46.2±0.6
5	4.5±0.08	47.3±0.3
6	4.4±0.14	31.8±1.3
7	4.3±0.08	46.7±0.6
8	4.2±0.14	31.1±1.4
9	4.1±0.08	45.9±0.8
10	4.0±0.17	29.3±1.6
11	3.8±0.12	22.0±1.4
	F. szowitsiana	
1	5.4±0.25	46.6±0.5
2	5.4±0.10	44.0±0.7
3	5.0±0.07	44.6±0.8
4	4.9±0.13	43.5±1.2
5	4.7±0.09	45.3±0.7
6	4.5±0.22	33.1±0.8
7	4.4±0.11	44.3±1.3
8	4.2±0.09	45.3±0.8
9	4.2±0.16	27.7±1.3
10	3.8±0.19	29.9±1.6
11	3.2±0.28	24.3±1.5
	F. leiophylla	
1	5.5±0.20	44.3±1.1
2	5.1±0.14	46.1±0.7
3	4.8±0.20	43.7±1.6
4	4.7±0.20	32.4±2.7
5	4.6±0.33	44.7±0.9
6	4.3±0.14	45.5±1.0
7	4.2±0.05	44.8±1.3
8	4.2±0.26	24.8±1.0
9	4.1±0.26	46.1±1.6
10	4.1±0.17	30.8±2.6
11	3.8±0.26	19.3±1.7
	F. kokanica	
1	5.4±0.21	45.7±0.8
2	5.0±0.12	45.5±0.9
	4.9±0.06	47.1±0.6
	4.7±0.21	47.1±1.2
	4.6±0.17	32.5±1.7
	4.6±0.17	45.9±0.9
	4.3±0.15	30.2±1.6
	4.3±0.19	46.9±1.0
	4.2±0.16	45.5±1.2
	4.1±0.18	24.6±1.2
	3.6±0.26	22.2±0.8
	F. oopoda	
	5.4±0.42	43.8±0.8
	5.1±0.24	45.2±0.9
	5.1±0.14	44.0±1.6
	4.8±0.11	46.0±0.7
	4.8±0.30	30.9±1.5
	4.5±0.21	45.9±1.0
	4.5±0.10	44.7±1.1
	4.2±0.07	31.7±1.9
	4.0±0.24	25.9±1.3
	3.9±0.25	45.8±0.9
	3.5±0.19	27.1±1.3
	F. schtschurowskiana	
	5.7±0.39	42.7±1.4
	5.3±0.30	45.2±1.4
	5.2±0.10	45.4±1.2
	4.8±0.06	46.1±0.7
	4.8±0.14	33.8±1.4
	4.4±0.18	45.2±2.9
	4.4±0.28	25.5±1.7
	4.1±0.20	44.7±0.6
	3.8±0.16	44.9±0.7
	3.8±0.16	25.5±2.9
	3.6±0.24	25.3±2.2
	F. kelleri	
	5.3±0.07	44.7±0.7
	5.2±0.06	46.4±0.3
	5.0±0.05	44.5±0.5
	5.0±0.07	43.2±0.6
	5.0±0.04	44.3±0.8
	5.0±0.10	30.0±0.9
	4.5±0.07	40.0±0.6
	4.2±0.10	40.2±0.7
	4.2±0.06	26.3±1.0
	4.1±0.04	31.9±0.4
	3.6±0.10	25.7±1.1
	F. violacea	
	5.5±0.21	46.0±0.7
	5.1±0.10	45.0±1.1
	4.9±0.08	46.6±1.0
	4.6±0.14	32.7±1.0
	4.5±0.18	44.8±1.6
	4.4±0.14	43.1±1.0
	4.3±0.09	30.4±0.7
	4.2±0.08	43.2±2.1
	4.0±0.16	30.9±1.9
	3.9±0.20	43.8±1.6
	3.9±0.19	23.1±1.5
	F. akitschkensis	
	5.1±0.09	48.0±1.1
	4.8±0.10	45.0±1.8
	4.7±0.04	49.0±1.3
	4.7±0.06	35.0±1.6
	4.6±0.07	47.0±1.7
	4.6±0.09	46.0±1.6
	4.5±0.07	30.0±1.1
	4.2±0.05	43.0±1.4
	4.2±0.10	27.0±1.3
	4.0±0.09	23.0±1.7
	3.7±0.06	43.0±1.6
	F. ovina	
	5.1±0.20	31.8±1.5
	5.0±0.16	47.1±0.8
	4.8±0.09	45.9±1.0
	4.7±0.08	44.6±2.3
	4.7±0.10	30.6±0.7
	4.5±0.16	45.4±0.5
	4.4±0.12	33.2±1.9
	4.4±0.08	47.4±0.4
	4.2±0.21	44.6±2.1
	3.9±0.20	24.2±1.8
	3.7±0.23	40.8±2.0
	F. karatavica	
	5.4±0.24	46.2±0.9
	5.1±0.17	45.2±0.9
	4.8±0.18	43.7±1.1
	4.8±0.11	45.6±0.7
	4.7±0.07	28.6±0.9
	4.5±0.19	28.8±0.8
	4.5±1.15	44.8±1.1
	4.3±0.18	30.9±2.1
	4.3±0.21	42.4±1.2
	3.9±0.31	45.3±1.5
	3.2±0.23	26.1±2.1
	F. dshizakensis	
	5.4±0.17	46.1±0.7
	5.1±0.18	46.7±0.9
	4.8±0.13	44.8±1.4
	4.6±0.12	35.6±1.7
	4.5±0.12	46.7±0.4
	4.5±0.22	31.9±1.3
	4.4±0.13	46.9±0.4
	4.3±0.17	31.9±0.9
	4.0±0.16	45.5±0.7
	4.0±0.24	42.2±1.4
	3.7±0.24	22.3±1.9
	F. kuhistanica	
	5.5±0.21	47.5±1.0
	5.1±0.20	48.0±0.9
	5.0±0.16	47.4±0.5
	4.8±0.20	36.4±1.9
	4.6±0.20	34.6±2.1
	4.6±0.11	47.3±0.3
	4.5±0.12	45.0±1.1
	4.3±0.20	44.7±2.0
	4.1±0.20	45.7±1.7
	4.0±0.20	27.5±1.6
	3.5±0.30	25.3±1.9
	F. undulata	
	5.7±0.11	46.6±0.6
	5.3±0.11	46.0±0.6
	5.1±0.11	46.8±0.7
	4.8±0.06	47.2±0.7
	4.7±0.08	45.5±1.4
	4.6±0.16	45.8±1.0
	4.3±0.17	30.2±1.1
	4.2±0.10	42.2±0.9
	4.0±0.11	29.6±1.6
	3.9±0.15	41.4±1.6
	3.4±0.21	26.5±1.7

ТАБЛИЦА 3

Морфометрическая характеристика хромосом II группы видов рода *Ferula*

№ п. п.	L^r, %	I^c, %	L^r, %	I^c, %	L^r, %	I^c, %
	F. communis		*F. kirialovii*		*F. sumbul*	
1	5.7±0.18	46.2±0.5	5.9±0.19	45.9±0.8	5.6±0.16	47.6±0.6
2	5.5±0.06	45.4±1.1	5.3±0.17	46.8±1.3	5.1±0.12	43.9±1.2
3	5.1±0.11	47.3±0.3	5.0±0.16	45.6±1.2	4.8±0.16	47.0±0.6
4	4.7±0.13	44.9±0.8	4.9±0.10	46.1±1.0	4.7±0.13	45.7±0.7
5	4.3±0.20	42.6±2.0	4.8±0.13	42.9±1.5	4.6±0.11	46.6±0.4
6	4.3±0.20	46.0±1.0	4.4±0.13	29.9±1.3	4.5±0.10	23.4±1.3
7	4.3±0.14	29.3±1.8	4.2±0.24	44.1±1.3	4.2±0.08	47.0±0.7
8	4.1±0.13	26.6±0.7	4.0±0.18	24.5±1.8	4.2±0.12	22.8±1.2
9	3.9±0.15	45.4±1.2	3.9±0.18	22.6±1.2	4.0±0.09	44.8±0.8
10	3.7±0.13	27.8±2.1	3.8±0.22	41.2±1.2	3.9±0.12	19.9±1.2
11	3.5±0.10	23.5±1.8	3.4±0.41	22.0±1.3	3.6±0.17	21.9±1.1
	F. euxina		*F. nuratavica*		*F. foetidissima*	
1	5.5±0.24	45.8±0.8	5.7±0.13	43.9±1.6	5.2±0.07	42.0±1.4
2	5.2±0.09	47.0±0.7	5.3±0.06	43.9±1.6	5.1±0.01	40.0±1.1
3	4.9±0.06	46.3±0.7	5.1±0.04	45.2±0.9	5.0±0.10	48.0±1.2
4	4.8±0.09	46.9±0.6	4.8±0.02	45.1±1.5	4.7±0.09	48.0±1.4
5	4.6±0.15	45.3±0.6	4.7±0.08	23.9±2.4	4.6±0.08	49.0±1.0
6	4.4±0.10	45.7±1.1	4.5±0.08	46.0±0.9	4.6±0.11	50.0±1.6
7	4.4±0.16	25.9±0.4	4.4±0.17	43.9±1.2	4.6±0.06	24.0±1.3
8	4.3±0.12	24.7±0.5	4.0±0.14	26.9±1.1	4.4±0.07	43.0±1.6
9	4.0±0.36	41.6±2.2	4.0±0.06	45.0±0.8	4.0±0.11	28.1±1.2
10	3.8±0.15	25.8±0.8	3.8±0.08	25.4±1.9	4.0±0.11	27.0±1.0
11	3.8±0.18	22.3±1.7	3.5±0.09	25.6±0.5	3.2±0.04	22.0±1.1
	F. caspica		*F. lipskyi*		*F. leucographa*	
1	5.7±0.14	44.5±0.9	5.8±0.16	45.1±0.9	5.0±0.11	50.0±1.2
2	5.4±0.27	44.5±0.8	5.4±0.10	46.7±1.2	5.0±0.14	47.0±1.2
3	5.2±0.09	44.9±0.8	5.0±0.08	42.6±1.3	5.0±0.15	46.0±1.0
4	4.6±0.16	45.6±0.9	5.0±0.11	43.8±1.1	4.8±0.09	25.0±1.1
5	4.6±0.17	28.1±1.5	4.8±0.13	41.7±1.2	4.7±0.08	46.0±1.4
6	4.5±0.10	43.4±1.3	4.4±0.17	41.8±1.3	4.6±0.10	44.0±1.0
7	4.2±0.22	46.0±0.9	4.1±0.16	25.3±0.6	4.6±0.07	28.0±1.1
8	4.2±0.18	25.3±1.0	4.1±0.15	21.4±1.1	4.4±0.09	48.0±1.5
9	4.1±0.17	24.3±1.4	4.0±0.20	45.0±1.4	4.3±0.14	45.0±1.8
10	3.9±0.12	45.1±1.0	3.8±0.19	23.2±0.7	4.2±0.08	26.0±1.8
11	3.8±0.16	25.4±1.0	3.4±0.20	22.9±1.7	3.3±0.06	14.0±1.4
	F. sadlerana		*F. malacophylla*		*F. korshinskyi*	
1	5.5±0.08	43.3±0.8	5.6±0.09	44.3±0.7	5.6±0.20	47.0±0.6
2	5.3±0.09	47.1±0.3	5.4±0.10	44.7±0.8	5.4±0.15	46.0±1.4
3	5.2±0.09	45.2±0.6	5.0±0.08	43.0±0.5	5.2±0.17	45.8±0.9
4	4.7±0.07	45.6±0.4	5.8±0.04	43.9±0.6	5.0±0.22	46.6±0.6
5	4.6±0.06	44.6±0.6	4.7±0.02	42.8±0.9	4.8±0.18	45.3±0.8
6	4.4±0.07	46.2±0.5	4.6±0.15	27.5±1.8	4.4±0.13	45.9±0.9
7	4.3±0.07	24.4±0.5	4.3±0.08	45.5±1.0	4.2±0.19	44.4±1.7
8	4.1±0.07	45.6±0.8	4.2±0.15	24.8±1.4	4.0±0.20	26.0±2.0
9	4.0±0.10	21.6±0.3	4.1±0.10	42.3±0.8	3.8±0.20	21.4±1.8
10	3.6±0.08	22.6±0.6	3.7±0.06	22.1±1.1	3.6±0.18	19.5±1.6
11	3.3±0.07	27.4±0.7	3.5±0.10	23.8±1.3	3.3±0.23	17.0±2.3
	F. penninervis		*F. tatarica*		*F. lehmannii*	
1	5.6±0.18	45.8±1.4	5.6±0.20	45.8±0.7	5.5±0.07	45.0±0.6
2	5.4±0.19	46.8±0.7	5.4±0.18	44.0±0.9	5.4±0.07	46.6±0.7
3	5.2±0.04	47.4±0.7	5.2±0.21	44.3±1.0	5.0±0.09	44.7±0.7
4	4.8±0.09	43.6±2.5	4.9±0.13	46.0±1.0	4.9±0.10	45.1±0.9
5	4.7±0.16	46.0±1.0	4.7±0.08	44.9±0.9	4.5±0.10	46.0±0.7
6	4.3±0.07	28.9±1.6	4.4±0.15	44.8±0.9	4.2±0.11	26.4±1.1
7	4.2±0.13	46.0±0.6	4.3±0.22	21.4±0.9	4.2±0.05	46.2±1.1
8	4.0±0.17	46.1±1.3	4.1±0.20	43.5±0.8	4.1±0.09	23.0±1.7
9	4.0±0.09	26.3±2.3	4.0±0.18	19.7±1.2	4.0±0.07	46.7±0.6
10	3.8±0.11	25.2±1.9	3.8±0.11	23.1±1.1	3.9±0.08	19.6±1.0
11	3.6±0.28	20.4±1.9	3.5±0.18	21.0±1.6	3.7±0.07	18.6±0.8

№ п. п.	L^r, %	I^c, %	L^r, %	I^c, %	L^r, %	I^c, %
	F. olgae		4.0±0.05	46.3±0.6	4.5±0.09	43.0±1.2
1	5.7±0.20	45.4±1.8	3.8±0.17	21.2±0.5	4.4±0.10	47.0±1.6
2	5.2±0.18	44.6±1.7	3.6±0.10	20.5±1.4	4.3±0.11	50.0±1.0
3	4.9±0.12	46.7±0.5			4.3±0.09	26.0±1.1
4	4.7±0.08	47.3±0.5	*F. clematidifolia*		4.1±0.08	43.0±1.3
5	4.3±0.10	45.2±0.6	5.2±0.08	43.0±1.2	4.0±0.06	28.0±1.3
6	4.2±0.20	30.4±2.0	5.1±0.07	50.0±1.4	3.8±0.08	21.0±1.1
7	4.1±0.12	47.2±0.6	4.7±0.10	42.0±1.6		
8	4.1±0.14	20.5±1.7	4.7±0.13	27.0±1.0		

ТАБЛИЦА 4

Морфометрическая характеристика хромосом III, IV и V групп видов рода *Ferula*

№ п. п.	L^r, %	I^c, %	L^r, %	I^c, %
	F. lapidosa		*F. foetida*	
1	5.4±0.16	34.9±1.8	5.4±0.07	43.0±1.1
2	5.0±0.20	47.2±1.6	5.4±0.08	48.0±0.9
3	5.0±0.14	33.7±0.7	5.2±0.12	41.0±1.3
4	4.9±0.16	44.1±1.0	5.0±0.06	42.0±1.8
5	4.6±0.10	33.0±1.3	4.8±0.10	41.0±1.4
6	4.6±0.13	43.9±1.4	4.3±0.04	32.0±1.4
7	4.5±0.13	44.8±0.8	4.2±0.07	46.0±1.7
8	4.3±0.15	45.4±0.9	4.2±0.09	27.0±1.0
9	4.2±0.13	43.9±0.8	4.1±0.07	21.0±1.5
10	3.7±0.24	45.3±0.9	3.5±0.08	17.1±1.3
11	3.6±0.15	32.8±1.8	3.5±0.11	24.0±1.3
	F. diversivittata		*F. syreitschikowii*	
1	5.5±0.08	44.5±1.5	6.0±0.39	32.7±2.6
2	5.3±0.09	47.8±1.1	5.4±0.26	43.7±2.9
3	5.3±0.12	47.7±1.2	5.0±0.32	44.9±3.3
4	4.8±0.04	45.0±1.0	4.9±0.38	30.9±1.4
5	4.6±0.10	43.0±1.0	4.8±0.12	41.5±2.9
6	4.5±0.10	43.1±1.1	4.7±0.19	44.8±2.4
7	4.3±0.11	26.4±1.4	4.4±0.27	42.0±1.7
8	4.1±0.08	40.8±1.6	4.2±0.33	32.0±2.3
9	4.1±0.06	19.0±1.3	3.9±0.22	41.0±2.3
10	3.7±0.04	14.1±1.3	3.6±0.33	43.1±1.1
11	3.7±0.11	10.6±1.2	3.6±0.36	33.2±2.2

Обсуждение результатов

Кариотипы различных видов рода мы сопоставили с таксономическими взаимоотношениями между видами. Роду *Ferula* посвящена крупная монография Е. П. Коровина (1947), в которой предложена дробная классификация рода. Эта классификация лишь отчасти находит подтверждение при анализе взаимоотношений видов рода *Ferula* с привлечением широкого круга морфологических, анатомических и химических признаков (Пименов и др., 1978). Несмотря на различие в деталях системы Коровина и нашей, получившей пока только частичное номенклатурное оформление, сопоставление выявленной в данном исследовании кариологической дифференциации видов рода с обеими классификациями приводит к одним и тем же выводам, вполне однозначным.

Основной вывод — явное несоответствие фенетической классификации видов их делению на группы по характеристикам кариотипов. Это несоответствие, обнаруженное ранее на очень небольшой выборке видов (Турков и др., 1978), теперь можно считать твердо установленным. Приведем некоторые примеры.

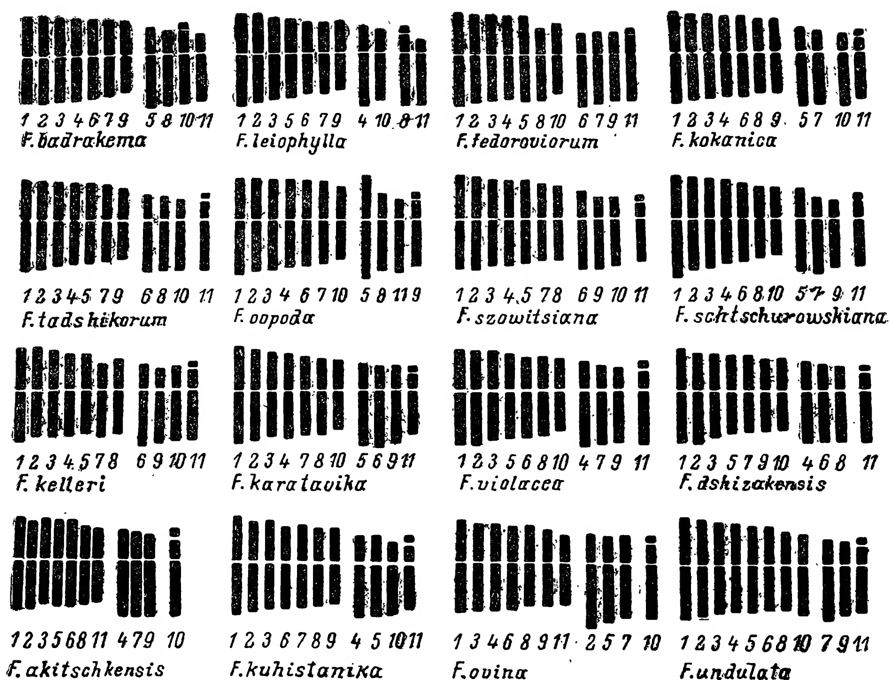


Рис. 2. Идиограммы видов рода *Ferula* I группы кариотипов.

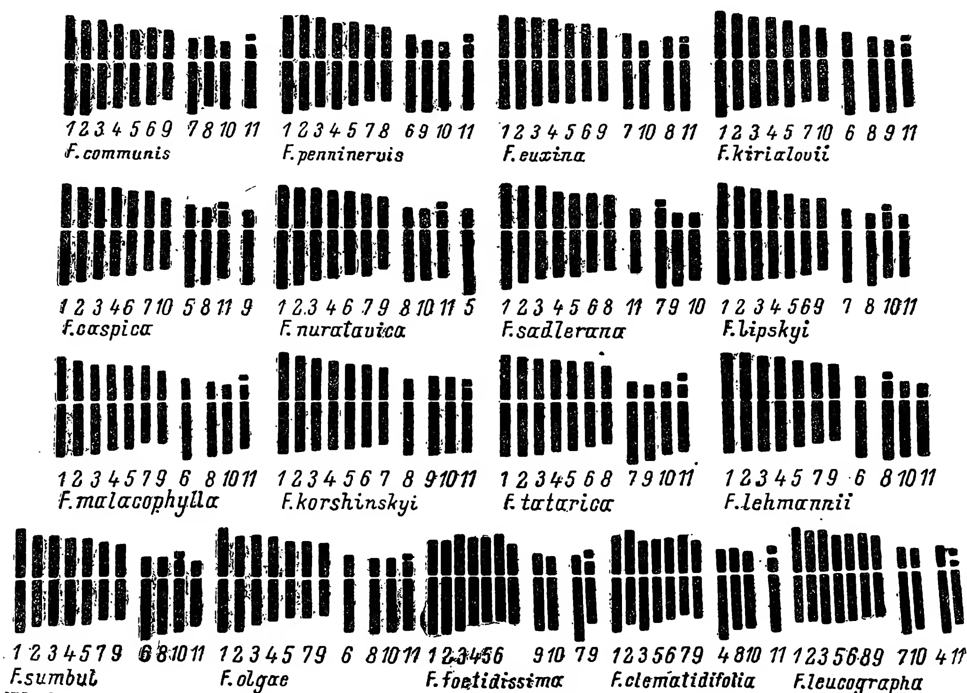


Рис. 3. Идиограммы видов рода *Ferula* II группы кариотипов.

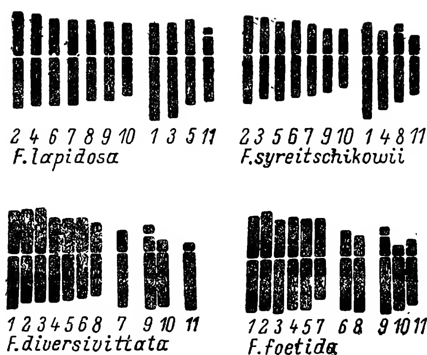


Рис. 4. Идиограммы видов рода *Ferula* III, IV и V групп кариотипов.

С одной стороны, явно близкие по всему комплексу фенетических признаков виды оказались различными по параметрам кариотипа. Хорошим примером может быть пара видов *F. diversivittata* и *F. malacophylla*. Последний вид был выделен нами (Пименов, Баранова, 1977) из *F. diversivittata* на основе немногих морфологических признаков; позже выявились некоторые различия в химическом составе этих видов (Багиров и др., 1978). Кариотип *F. diversivittata* принадлежит к IV группе, а кариотип *F. malacophylla* — ко II группе; эти группы хорошо различаются. Близкие виды той же секции *Palaeonarthex* Korov. — *F. foetidissima*, *F. tadshikorum* и *F. violacea* — имеют сходные между собой кариотипы, но все-таки относящиеся к разным группам — I и II. *F. lapidosa*, оказавшаяся в III группе кариотипов, принадлежит к вполне естественному таксону — секции *Xeronarthex* Korov. вместе с близкими видами *F. ovina* и *F. dshizakensis*, по морфометрии хромосом относящимися к I группе.

С другой стороны, в одной кариологической группе соединились виды, таксономически далекие в пределах системы рода *Ferula*. Совершенно сборный характер имеют в этом отношении группы I и II, каждая из которых включает представителей почти всех внутриродовых таксонов. Наиболее близки по кариотипам оказались, например, *F. badrakema* и *F. leiophylla*, *F. caspica* и *F. nuratavica*, *F. lipskyi* и *F. malacophylla*, *F. communis* и *F. penninervis*, *F. euxina* и *F. kirialovii* и т. д. Ни в одной из этих пар максимально сходные по признакам кариотипа

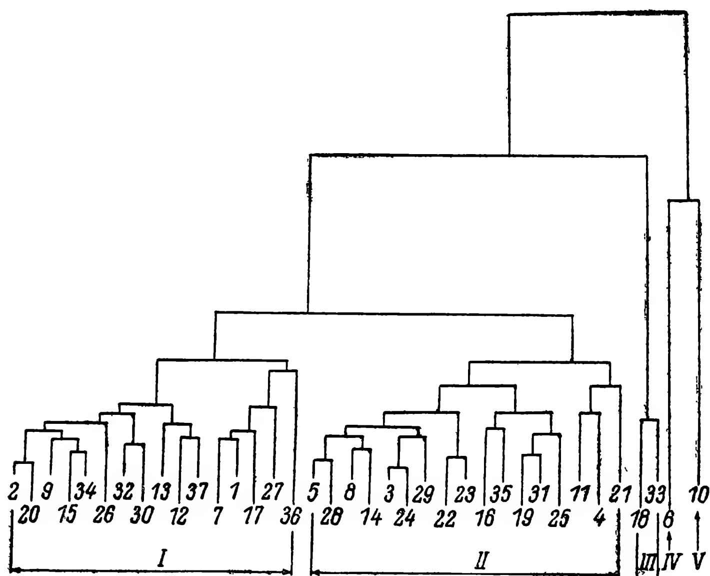


Рис. 5. Фенограмма (римские цифры обозначают номера групп кариотипов, арабские — номера видов в том порядке, в каком они даны в табл. 1).

виды нельзя отнести к одной секции. Лишь в отношении *F. foetida*, занимающего в роде несколько изолированное положение (по Коровину, единственный представитель монотипного подрода *Scorodosma* (Bunge) Korov.), можно констатировать совпадение по цитологическим и морфологическим данным.

Приведенные данные и их анализ ясно показывают, что кариологическая дифференциация и дивергенция по комплексу морфологических и химических признаков происходили в роде *Ferula* не синхронно, а скорее в разное время и в разных направлениях. Возможно, что изменения в кариотипе способствовали дифференциации близких видов, мало еще разошедшихся по фенетическим признакам, так как они препятствовали обратному скрещиванию выделяющихся популяций с родительскими формами. Каковы бы ни были причины такого несоответствия, таксономические выводы из проведенного кариосистематического исследования очевидны. Вряд ли такие морфометрические характеристики хромосом, как центромерный индекс и относительная длина, могут быть эффективно использованы в систематике рода *Ferula*. Их, конечно, можно включить в анализ при ревизии рода, но в силу отсутствия корреляции с другими признаками это не окажет существенного влияния на окончательные построения. Кроме того, кариотипы представителей рода *Ferula* довольно однородны. Эта однородность или сравнительно малая внутриродовая вариабельность не способствуют содержательному использованию кариологических признаков в таксономии видов в пределах рода, но в то же время они могут быть хорошими признаками для отграничения рода *Ferula* от близких родов плоскоплодных зонтичных, в частности *Peucedanum*. В связи с этим отметим, что *F. nuratavica*, недавно перенесенная нами в род *Ferula* из рода *Johrenia* DC. или рода *Silaum* Mill. (Пименов, 1978), имеет кариотип, типичный для многих других видов.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Впервые дана кариотипическая характеристика по морфометрическим параметрам хромосом (центромерный индекс и относительная длина) 37 видов рода *Ferula*.

2. Проведена классификация кариотипов методом кластер-анализа по специально разработанной программе на ФОРТРАНе. По характеру сходства кариотипов исследованные виды разделены на 5 групп.

3. Между системами рода *Ferula*, разработанными на основе анализа комплекса морфологических и химических признаков и классификацией кариотипов, за немногим исключением, корреляция не наблюдается.

4. Проведенные исследования позволяют утверждать, что эволюция рода проходила на диплоидном уровне (2n=22) за счет генных и микроструктурных мутаций хромосом.

5. Слабо выраженный внутриродовой кариотипический полиморфизм не способствует использованию кариологических признаков в таксономии в пределах рода, но в то же время может быть использован для отграничения рода *Ferula* от близких родов.

ЛИТЕРАТУРА

Багиров В. Ю., Шейченко В. И., Гасанова Р. Ю., Пименов М. Г. (1978). Сесквитерпеновые лактоны из *Ferula malacophylla*. Химия природных соединений. 6. — Коровин Е. П. (1947). Иллюстрированная монография рода *Ferula* (Tourn.) L. Ташкент, АН УзбССР. — Пименов М. Г. (1978). Заметка об одном малоизвестном виде *Umbelliferae* из гор Нуратау (Западный Памиро-Алай). Бюл. МОИП, отд. биол., 83, 4. — Пименов М. Г., Баранова Ю. В. (1977). Новый вид *Ferula* из Южного Казахстана. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 106. — Пименов М. Г., Жигарева Н. Н., Терехин А. Т., Турков В. Д. (1980). Интегральный индекс для сравнения кариотипов. ДАН СССР, 254, 1. — Пименов М. Г., Терехин А. Т., Девяткова Г. Н., Баранова Ю. В. (1978). Классификация видов рода *Ferula* L. (*Umbelliferae*) с помощью метода иерархического кластер-анализа. Вопросы кибернетики, 47. — Ретина Т. А., Пименов М. Г. (1977). Числа хромосом видов *Umbelliferae* Средней Азии. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 7. — Турков В. Д., Шелепина Г. А., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. (1978). Исследование кариотипов некоторых видов рода *Ferula* L. (*Apiaceae*). Бот. ж., 63, 9. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Humphries C. J. (1975). Cytolo-

gical studies in the Macaronesian genus *Argyranthemum* (*Compositae* : *Anthemideae*). Bot. Not. (Lund), 128, 2. — Lee I. T., Langenheim J. H. (1974). Systematics of genus *Hymenaca* L. (*Leguminosae*, *Caesalpinioideae*, *Detarieae*). Univ. California, Publications in botany, 69.

Московский государственный университет,
Почвенный институт им. В. В. Докучаева.

Получено 2 IV 1980.

УДК 56 : 581

Н. С. Снигиревская

ПОБЕГ *ARCHAEOPTERIS ARCHETYPUS* С СОХРАНИВШЕЙСЯ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРОЙ

N. S. SNIGIREVSKAYA. THE SHOOT OF *ARCHAEOPTERIS ARCHETYPUS* WITH PRESERVED ANATOMICAL STRUCTURE

В верхнедевонских отложениях Донбасса найден окаменелый побег *Archaeopteris archetypus* с тетрархными листовыми следами как у *Caracuboxylon bakhasuense*. Дается исправленный диагноз *A. archetypus*.

Archaeopteris archetypus Schmalh. вместе с *A. fissilis* Schmalh., *Dimeripteris gracilis* Schmalh., *D. fasciculata* Schmalh., *Sphenopteris lebedevii* Schmalh. и *Lepidodendron karakubense* Schmalh. впервые описан И. Ф. Шмальгаузеном (Schmalhausen, 1894) в местонахождении по левому берегу р. Мокрой Волновахи близ с. Большая Каракуба (ныне пос. Раздольное) в южном Донбассе. На основании этого небольшого комплекса возраст пород, вмещающих его, Шмальгаузен впервые определил как позднедевонский. Из этих же мест, но из других точек как на правом, так и на левом берегах реки М. Д. Залесский описал окаменелые древесины *Callixylon* Zalessky (Zalessky, 1909; M. Zalessky, G. Zalessky, 1921), которые он относил к кордаитовым, не подозревая об их идентичности *Archaeopteris* Dawson (Beck, 1960a, b). А. П. Ротай, проводивший в южном Донбассе геологическую съемку, писал: «Очень интересны яшмовидные прослойки, в которых встречаются иногда очень хорошей сохранности растительные остатки, причем не в плоскости, а в пространстве» (1934 : 8). Именно из таких прослоев в балке Виктория-Тарама на правом берегу р. Мокрой Волновахи несколькими годами раньше М. Д. Залесский описал стебли двух видов рода *Caracuboxylon* Zalessky, которые он также не связывал с археоптерисовыми, а сближал с кордаитовыми (Zalesskij, Čirkova, 1930).

В 1975 г. по программе XII Международного ботанического конгресса как часть Донбасской палеоботанической экскурсии был организован маршрут в район пос. Раздольного (бывш. Большой Каракубы). В процессе ее подготовки в 1974 г. по инициативе автора настоящей статьи был произведен целенаправленный поиск окаменелых остатков *Callixylon*, *Caracuboxylon* и *Archaeopteris*. Окремнелый побег *A. archetypus* был найден Ю. И. Федченко (Ворошиловградский государственный педагогический институт им. Т. Г. Шевченко) и любезно передан автору для исследования.

Изученный образец под № 1 в колл. 1145 собран близ пос. Раздольное Старобешевского р-на Донецкой обл. УССР на правом берегу р. Мокрой Волновахи, в 3.5 км выше ее впадения в р. Кальмиус (рис. 1), приблизительно в 100 м выше по течению реки от устья балки Долгой (Рыбьей), в обнажении яшмовидных пород на вершине склона над криницей (по состоянию на 1974—1981 гг.). Местонахождение образца — около 0.5 км ниже по течению от бывшей 2-й водяной мельницы (в 1980 г. от нее сохранился лишь фундамент), против которой на левом берегу было классическое местонахождение *A. archetypus*, в настоящее время засыпанное при прокладке железной дороги. Образец найден в прослое желтовато-зеленой туфогенной породы — окремненном туфоалевролите, в нижней части толщи «серого девона», по терминологии Ротая, позже



Рис. 1. Место находки *Archaeopteris archetypus* (отмечено черным кружком).

выделенной им же в раздольненскую свиту D_3^c, датируемую фаменом (Ротай, 1934, 1963).

Образец *A. archetypus* представлен фрагментом окремнелого конечного побега около 3 см в длину и 0.8×1.5 см в поперечнике, погруженного в породу. На его поверхности в виде четких отпечатков сохранились 4 спирально расположенных, но несколько сближенных попарно листа (рис. 2, *1—5* — см. вклейку).

Пришлифовкой была вскрыта клеточная структура тканей сохранившейся части стебля и листьев (рис. 2, *2*). Правда, из-за неравномерной минерализации в пленочных оттисках не удалось проследить структуру целиком. В связи с этим образец был распилен на три части: из среднего куска было сделано 4 шлифа — поперечный на расстоянии 1.5 см от поверхности отпечатка первого листа, считая сверху (рис. 3, *2* — см. вклейку), и три продольных. Изучение верхнего и нижнего кусков проводилось с помощью последовательных пришлифовок, обработки поверхности плавиковой кислотой для изготовления пленочных оттисков из негорючей триацетатной пленки, растворимой в метиленхлориде, а также создания контраста, необходимого при фотографировании в отраженном свете.

Листья, представленные в виде отпечатков и окаменелостей, цельные, волнистые, широкообратноклиновидные, округлые на верхушке, резко суженные к основанию, низбегающие на стебель. Листовая пластинка наиболее полно сохранилась у первого (*I*) листа (рис. 2, *3*, *а*, *б*), она достигает 3 см в ширину и располагается в горизонтальной плоскости будучи несколько отогнутой вниз по краю. В верхней части низбегающего основания лист около 1 см в ширину, а на месте его полного слияния со стеблем—0.4 см в ширину при толщине пластинки в 0.08—0.1 см. Второй (*II*) лист (считая сверху вниз) лежит в горизонтальной плоскости несколько ниже первого, но почти супротивно ему (рис. 2, *3*, *а*) и представлен отпечатком небольшого участка листовой пластинки. Нижняя пара листьев располагается почти крестообразно в отношении верхней пары, при этом третий (*III*) лист (рис. 2, *4*) отходит в 3 см ниже первого листа под углом около 45° к оси стебля. Четвертый (*IV*) лист, расположенный ниже, отходит почти супротивно третьему, но перпендикулярно к оси (рис. 2, *5*).

Листовые следы изучены от места полного обособления от стелы стебля до места вхождения в основание листа, причем первый этап их дихотомического ветвления исследован на листовом следе (*лс* на рис. 3), который уходит в лист, отсутствующий в образце и расположенный выше. Вхождение тетрархного следа в основание листа и дальнейшее его ветвление в листовой пластинке изучены на примере первого листа (*I*) (рис. 3, *1а*, *2*, *3а*).

Обособленный от стелы листовой след представлен монархным цилиндрическим тяжем ксилемы, который постепенно по мере движения вверх вытягивается тангентально, достигая 0.12 см в ширину, и делится на два пучка, связанных друг с другом ксилемой (рис. 3, *3а*, *3б*) и проходящих под очень острым углом к оси стебля по крайней мере через два узла. В центре каждого пучка клетки протоксилемы в значительной степени разрушены и на их месте образовались полости. Метаксилема каждого пучка состоит приблизительно из 60—70 трахеид.

На уровне первого полного разделения листового следа на два пучка (рис. 3, *2*), около 0.03 см в диаметре каждый, наблюдается почти полное обособление первого листа от стебля. Выше листовой след в результате повторного деления состоит из четырех пучков, слившихся метаксилемой (рис. 3, *1а*, *1б*). При этом новые дочерние пучки образуются не в тангентальной плоскости, а под углом в 45° к радиусу стебля.

Таким образом, в коре пучок листового следа у *A. archetypus*, как и у *C. bakhasuense*, претерпевает двукратное деление (рис. 4, 5) и оба деления имеют место до вхождения следа в истинное основание листа, низбегающего на стебель.

Жилкование веерное, открытое, жилки многократно вильчато ветвятся при вхождении в листовое основание по мере расширения листовой пластинки. В средней части первого листа наблюдается около 60 жилок при их плотности 20 на 1 см. Интересно, что при первом разделении в основании листа дочерние жилки сначала идут вместе, располагаясь крестообразно в двух плоскостях, как у *Eddya* (Beck, 1967), по 4 параллельно друг другу, а затем уже отделяются от материнской жилки на разных уровнях.

Анатомическое строение листовой пластинки удалось наблюдать только в базальной ее части, где ассимиляционные ткани наименее развиты (рис. 3, *1a*). В середине листовой пластинки ксилема самых мощных жилок состоит всего из 15—17 клеток. Пучки разделены крупными воздухоносными полостями лизигенного происхождения, проходящими по бокам от жилок. Книзу от ксилемы, непосредственно в контакте с ней, располагается мелкоклеточная ткань не вполне ясного строения, которая, очевидно, соответствует флоэме. Под ней наблюдается многослойная гиподерма, прерываемая участками более толстостенных и светлоокрашенных клеток, по-видимому, расположенных под устьицами. С верхней стороны жилок под эпидермой находятся крупные паренхимные клетки и 1—2 слоя более толстостенных клеток гиподермы.

Структура стебля сохранилась частично, лишь в виде сектора 3 см длиной и 0.5×1.2 см в поперечнике (рис. 2, *6*; 3, *2*). Проводящая система стебля представлена цилиндрической лопастной сифоностелой, состоящей из кольца первичных мезархных пучков, обычно слившихся друг с другом метаксилемой и окруженных неравномерно развитой вторичной ксилемой толщиной всего в несколько (6—7) клеток в месте ее наибольшего развития (рис. 2, *6*). На поперечном срезе ксилема стебля имеет волнистый контур, связанный с пучковой формой первичной кислемы, характером отхождения листовых следов и неодинаковым развитием вторичной ксилемы, причем группы протоксилемы наблюдаются не только в лопастях, но подобно *Caracuboxylon* и *Siderella* Read между лопастями. Древесинные лучи однорядные, высоту лучей определить не удалось. Трахеиды метаксилемы и вторичной ксилемы с округлыми окаймленными порами на всех стенках, что хорошо видно на косых поперечных срезах. Сла-

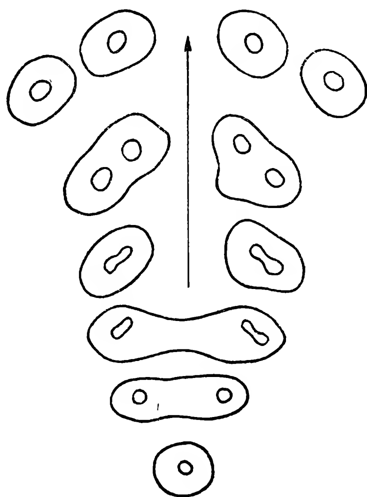


Рис. 4. Схематическое изображение характера изменения поперечного сечения листового следа от монархного до тетрархного.

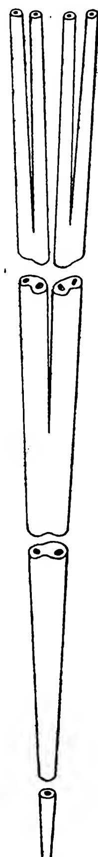


Рис. 5. Схематическое изображение проводящей системы листового следа.

бое развитие вторичной ксилемы не позволяет обсуждать вопрос ее идентичности древесине *Callixylon*. Проводящий цилиндр окружается мощной паренхимной корой, в наружной части которой встречаются клетки с темным содержимым. Листовые следы, проходя в коре, одеты обкладками, состоящими из округлых в поперечнике паренхимных клеток со светлоокрашенной полостью (рис. 3, *3a*).

Наибольшее сходство листья изученного окаменелого побега *A. archetypus* обнаруживают с листом, изображенным Шмальгаузеном (Schmalhausen, 1894 : 5) в его первоописании на фиг. 1 в тексте. Исследование большого числа образцов этого вида в коллекции Шмальгаузена и материалов, собранных автором настоящей статьи, показало значительную изменчивость листьев по их форме и величине. По внешней морфологии цельные цельнокрайные листья трудно отличимы от листьев *A. obtusa* Lesq., анатомически не изученного. Сходство этих двух видов уже отмечалось Шмальгаузеном (Schmalhausen, 1894). R. Kräusel, H. Weyland (1941) и H. Andrews с соавторами (1965) отнесли *A. archetypus* к синонимам *A. obtusa*. У обоих видов наблюдается рассечение листовых пластинок в результате механического разрыва. Нередко на одном побеге *A. archetypus* соседние листья могут быть одни цельными, другие — рассеченными до основания начиная от выемок городчатого края листа.

По строению листовых следов *A. archetypus* идентичен *Caracuboxylon bakhasuense* и *Siderella scottii* C. Read. Как уже упоминалось, род *Caracuboxylon* был описан так же, как и *A. archetypus*, из раздольненской свиты в окрестностях пос. Раздольное (Zalesskij, Čirkova, 1930). *S. scottii* известна в штате Индиана (США) из верхней части сланцев Нью-Олбани, датируемых также фаменом (Read, 1936). В работе Залесского и Чирковой на фиг. 1 в табл. 1 приводится изображение поперечного среза стебля *Caracuboxylon bakhasuense*, где видны также довольно крупные сближенные попарно, почти супротивно расположенные следы, срезанные на разных уровнях. C. Read (1936) подобные крупные следы в стеблях *S. scottii* называл следами филлофоров (phyllophore traces), полагая, что они могли снабжать боковые ветви типа зигоптеридопсид. Одновременно он наблюдал также более мелкие следы (которые, по-видимому, являются результатом ветвления крупных), названные им следами микрофиллов (microphyll traces), принадлежащие, по его мнению, настоящим листьям, сходным с афлебиями зигоптеридопсид. Как полагали американские ученые (Carluccio et al., 1966), сходство следов *Siderella* и зигоптеридопсид, отмеченное Read, в действительности является результатом неудовлетворительной сохранности образцов. Они пришли к выводу, что мелкие следы *S. scottii* располагались не мутовчато, как предполагал Read, а спирально, и, по их мнению, скорее всего входили в «перышки» (rachial pinnules) *Archaeopteris*. Как писали эти авторы (с. 726), крупные тангентально вытянутые листовые следы, отходящие супротивно от конечных ветвей *S. scottii*, «говорят о том, что у нее уплощение зашло много дальше, чем у *Archaeopteris*, листовые следы которого располагаются спирально».

Строение первичной ксилемы стебля *A. archetypus*, как уже упоминалось, аналогично наблюдаемому у *Caracuboxylon* и *Siderella* — группы протоксилемы проходят не только в области лопастей первичной ксилемы, но также между лопастями. Именно это, хотя и незначительное различие, по словам тех же американских авторов (Carluccio et al., 1966), было достаточно для родового разграничения *Archaeopteris* и *Siderella*, отнесенных ими к порядку *Pityales*. Как видно из рис. 2, *6*, не все пучки в первичной ксилеме стебля являются в строгом смысле дискретными — некоторые сливаются тангентально метаксилемой.

В сохранившемся фрагменте побега листовые следы прослежены в интервале от основания листа до слияния с проводящей системой стебля в области вторичной ксилемы. Участок от вхождения следа в ксилему стебля до его соединения с симподиальным сегментом (по терминологии Namboodiri, Beck, 1968; Scheckler, 1978) наблюдать не удалось. На поперечном срезе протоксилемные группы в монархных пучках не несут никаких признаков радиального удлинения, как это известно у *A. macilenta* Lesq. (Beck, 1971) в связи с отхождением пучка листового следа от симподиального сегмента. Между тем Залесский и Чиркова (Zalesskij, Čirkova, 1930) отмечали наличие двух полюсов протоксилемы в пучках ксилемы стебля *Caracuboxylon*.

Как подчеркнул Scheckler (1978), у всех известных до сих пор находок *Archaeopteris* листовые следы всегда входят в основание листа в виде двух мезархных пучков. Однако, как писал в свое время Beck (1971 : 763), в отношении *A. macilenta* не вполне ясно, «наблюдается или нет вторая дихотомия до вступления системы листового следа в листовое основание, но довольно широкое тангентальное растягивание следов по мере того, как они приближаются к листовому основанию, предполагает такую возможность». Повторная дихотомия листовых следов в побегах *A. archetypus* является примером реализации такой возможности.

О систематическом положении археоптерисовых уже Шмальгаузен (Schmalhausen, 1894 : 8, немецкий текст : 26) писал: «По нашему мнению, род *Archaeopteris*. . . образует в системе папоротниковидных особую группу», для которой он предложил название *Archaeopteridae*. Уже тогда обособленность группы он обосновывал радиально-симметричным строением олиственных осей, спиральным расположением на них стериальных и фертильных листьев, а также отсутствием типичного для папоротников спирального закручивания листьев. Авторы родов *Caracuboxylon* и *Siderella* имели дело с безлистными осевыми органами, не подозревая об их родстве с археоптерисовыми. Залесский выделил *Caracuboxylon* в самостоятельную группу *Caracuboxyleae* в пределах порядка *Cordaitales*, к которой он относил и сем. *Pityeae* с родом *Callixylon*. Независимо от него Read предложил рассматривать род *Siderella* в рамках вновь выделенного им порядка *Siderellales*. Впервые предположение о родстве *Siderella* с археоптерисовыми было высказано американскими палеоботаниками (Carluccio et al., 1966) на основании открытия, сделанного Beck (1960a, b) об идентичности *Archaeopteris* и *Callixylon*. По мнению Scheckler (1978), *Siderella* следует рассматривать как синоним *Archaeopteris*. Учитывая папоротниковый тип репродуктивной сферы, несмотря на сходство с голосемянными в строении проводящей системы, кажется более оправданным рассмотрение археоптерисовых внутри отдела папоротниковидных *Polypodiophyta* в ранге самостоятельного класса *Archaeopteridopsida* (Снигиревская, 1978; Тахтаджян, 1978).

Морфолого-анатомическое изучение побега *A. archetypus* позволило дополнить диагноз вида, а также явилось поводом для выделения лектотипа и синтипов, часть которых уже была предложена М. А. Сенкевич (1961).

A. archetypus Schmalh.

Archaeopteris archetypus Schmalhausen, 1894, Mém. du Comité géol. 8, 3 : 4, pl. II, fig. 17—22, fig. 1 in text.

Diagnosis emendata: стебель радиально-симметричный, с лопастной в поперечнике сифоностелической проводящей системой, с хорошо развитой сердцевиной; первичная ксилема состоит из кольца мезархных пучков, дискретных или слившихся между собой метаксилемами; группы протоксилемы проходят как в лопастях первичной ксилемы, так и между ними; вторичная ксилема неравномерно развита; трахеиды метаксилемы и вторичной ксилемы с округлыми окаймленными порами, при незначительном развитии вторичной ксилемы поры находятся на всех стенках(?); древесинные лучи однорядные; стерильные листья отходят спирально, сближены попарно, в соседних парах расположены почти крестообразно, 1.5—3.5 см в ширину, цельные, широкообратноклиновидные, на верхушке округлые, реже цельнокрайные, чаще городчатые и волнистые по краю, резкосуженные к основанию, низбегающие на стебель; жилкование открытое, веерное, с многократным вильчатым ветвлением жилок на разных уровнях листовой пластинки; листовые следы стерильных листьев мезархные, образуются в форме монархного пучка, который дважды дихотомирует, приобретая тетрархное строение перед тем, как войти в основание листа; спороносные листья многочисленные, обычно приуроченные к верхним, но не обязательно конечным частям побегов, спорангии на ножках, сидят адаксиально в два ряда, верхушки фертильных листьев стерильны и веерообразно разделены на узкие линейные доли.

Лектотип: обр. 11/12,[1] колл. 532 (см. Schmalhausen, 1894, табл. II, 20), хранится в ЦНИГР Музее в Ленинграде.

Синтипы: обр. 1,[2] колл. 532 (см. там же, фиг. 1 в тексте, стр. 5); обр. 5, колл. 532 (см. там же, табл. II, 16); обр. 7, колл. 532 (см. там же, табл. II, 17); обр. 10,[3] колл. 532 (см. там же, табл. II, 19); обр. 21, колл. 532; хранятся в ЦНИГР Музее в Ленинграде; обр. 1, колл. 1145, хранится в лаборатории палеоботаники БИН АН СССР в Ленинграде.

Распространение, горизонт, возраст. Донбасс, УССР, Донецкая обл., Старобешевский р-н, окрестности поселков Раздольное и Стыла, раздольненская свита D_3^{fm}, фамен (Schmalhausen, 1894; Zalessky, 1937; Ищенко, 1965); Днепровско-Донецкая впадина, УССР, Черниговская обл., окрестности пос. Петривцы, скважины, верхний девон (Ищенко, 1965).

A. archetypus указывается также в верхнефранских отложениях Урало-Поволжья (Чиркова-Залесская, 1957) и Алтае-Саянской горной области (Лепехина и др., 1962; Гинцингер и др., 1973). Для франского яруса Тимана он считается руководящей формой (Радченко, Петросян, 1960). В фаменских отложениях этот вид приводится для Казахстана (Сенкевич, 1961; Юрина, 1969; Дубатолов и др., 1977).

В связи с настоящей находкой представляются необходимыми определенная осторожность в спецификации отпечатков листьев *Archaeopteris* и ревизия рода в мировом масштабе.

Автор благодарит О. П. Фисуненко и Ю. И. Федченко за содействие в полевых работах, а Н. М. Петросян и В. Г. Лепехину за советы в процессе подготовки статьи к печати.

ЛИТЕРАТУРА

Гинцингер А. Б., Грацианова Р. Т., Елкин Е. А. (1973). Горный Алтай. В кн.: Девонская система, 2. М., Недра. — Дубатолов В. Н., Каплун Л. И., Сенкевич М. А. (1977). Биогеография Казахстана в девонский период. Тр. Инст. геол. и геогр. СО АН СССР, 347. — Ищенко Т. А. (1965). Девонская флора Большого Донбасса. Киев, Наукова думка. — Лепехина В. Г., Петросян Н. М., Радченко Г. П. (1962). Важнейшие девонские растения Алтае-Саянской горной области. Материалы к фитостратиграфии девонских отложений Алтае-Саянской горной области, нов. сер., 70. — Радченко Г. П., Петросян Н. М. (1960). О франской флоре Западной Сибири. Информ. сб. ВСЕГЕИ, 24. Л. — Ротай А. П. (1934). Геологические работы в Донецком бассейне летом 1928—1929 гг. Тр. Всес. геол.-развед. объединения НКТП СССР, 356. — Ротай А. П. (1963). Девонская система. В кн.: Геология месторождений угля и горючих сланцев СССР, 1. М., Госгеолтехиздат. — Сенкевич М. А. (1961). Описание флоры девона Казахстана. Материалы по геол. и полезн. иск. Казахстана. Сер. стратиграф. и палеонт., 1, 26. — Снигиревская Н. С. (1978). К систематике древнейших папоротников. Тез. докл. VI дел. съезда ВБО, Л. — Тахтаджян А. Л. (1978). Отдел папоротниковидные. В кн.: Жизнь растений, 4. М., Просвещение. — Чиркова-Залесская Е. Ф. (1957). Деление терригенного девона Урало-Поволжья на основании ископаемых растений. М., Изд. АН СССР. — Юрина А. Л. (1969). Девонская флора Центрального Казахстана. М., Изд. МГУ. — Andrews H. N., Phillips T. L., Radforth N. W. (1965). Palaeobotanical studies in Arctic Canada. I. *Archaeopteris* from Ellesmere Island. Canad. J. Bot., 43, 5. — Beck C. B. (1960a). The identity of *Archaeopteris* and *Callixylon*. Brittonia, 12. — Beck C. B. (1960b). Connection between *Archaeopteris* and *Callixylon*. Science, 131, 3412. — Beck C. B. (1967). *Eddya sullivanensis* gen. et sp. nov., a plant of gymnospermic morphology from the Upper Devonian of New York. Palaeontographica, 121, B (1—3). — Beck C. B. (1971). On the anatomy and morphology of lateral branch systems of *Archaeopteris*. Amer. J. Bot., 58, 8. — Carluccio L. M., Hueber F. M., Banks H. P. (1966). *Archaeopteris macilenta*, anatomy and morphology of its frond. Amer. J. Bot., 53, 7. — Kräusel R., Weyland H. (1941). Pflanzenreste aus dem Devon von Nord Amerika. Palaeontographica, 86B, 1—3. — Namboodiri K. K., Beck C. B. (1968). A comparative study of the primary vascular system of *Conifers*. I. Genera with helical phyllotaxis. Amer. J. Bot., 55, 4. — Read C. B. (1936). A Devonian flora from Kentucky. J. Palaeont., 10, 3. — Scheckler S. E. (1978). Ontogeny of progymnosperms. II. Shoots of Upper Devonian *Archaeopteridales*. Canad. J. Bot., 56, 24. — Schmalhausen J. (1894). Ueber Devonische Pflanzen aus den Donetz-Becken. Mém. Comité géol., 8, 3. — Zalessky M. D. (1909). Communication preliminaire. Sur un nouveau *Dadoxylon* à fascieaux

[1] В настоящее время образец состоит из двух кусков под №№ 11 и 12.

[2] Отмечен Сенкевич (1961) как синтип, сильно поврежден.

[3] Отмечен Сенкевич (1961) как синтип, но ошибочно дана ссылка на табл. I в статье Шмальгаузена (Schmalhausen, 1894).

de bois primaire autour de la moelle, provenant Dévonien supérieur du Bassin du Donetz. Bull. de l'Acad. Imp. Sci. de St.-Petersbourg, Cl. Sci. Phys.-Mathem., S. IV, 3. — Zalessky M. (1937). Sur deux végétaux nouveaux du Dévonien supérieur. C. R. Somm. Bul. Soc. géol. France, Ser. 5, 7. — Zalesskij M. (M. Zalessky), H. Čirkova (H. Tchirkowa). (1930). Observations sur deux végétaux nouveaux de Dévonien supérieur du Bassin du Donetz. Bul. Acad. Sci. URSS, Cl. Sci. Phys.-Mathem., 8. — Zalessky M. D., Zalessky G. (1921). Structure du rameau du *Lepidodendron caracubense* Schmalhausen. Ann. Soc. Paléont. Russie, 3.

Ботанической институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 V 1981.

УДК 58.036 : 582.542.1

С. Н. Дроздов, Н. И. Балагурова, Н. П. Будыкина

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНОГО ФАКТОРА НА ТЕРМОРЕЗИСТЕНТНОСТЬ КЛЕТОК ЛИСТЬЕВ ОВСЯНИЦЫ ЛУГОВОЙ *FESTUCA PRATENSIS* (*POACEAE*)

S. N. DROZDOV, N. I. BALAGUROVA, N. P. BUDYKINA.
THE EFFECT OF TEMPERATURE FACTOR ON THE THERMAL RESISTANCE OF LEAF CELLS OF MEADOW FESCUE *FESTUCA PRATENSIS* (*POACEAE*)

В контролируемых условиях среды методом планируемого многофакторного эксперимента изучено влияние температуры (от +40 до —4°) при разных уровнях освещенности (от 0.5 до 20 тыс. лк) на терморезистентность активно вегетирующей овсяницы луговой, находящейся в фазе кущения. Показано зональное влияние температурного фактора на тепло- и холодоустойчивость растений. В диапазоне 12—18° устойчивость находится на постоянном уровне. Понижение температуры от +10 до —3° ведет к увеличению устойчивости листьев как к промораживанию, так и к прогреву. При этом степень повышения резистентности тем значительнее, чем ниже температура, а в случае холодоустойчивости — и чем выше освещенность. При —4° растения полностью погибают на третьи сутки. Повышение температуры до 20—35° приводит к возрастанию теплоустойчивости листьев, не зависящему от освещенности, в то время как их устойчивость к промораживанию остается на постоянном уровне. При температуре +37° наблюдается снижение как тепло-, так и холодоустойчивости, а при 40° через сутки растения гибнут.

Динамичность температурного фактора в естественных условиях среды определяет его активное влияние на жизнедеятельность растений и поэтому давно привлекает внимание исследователей. Однако, несмотря на значительное количество работ в этом направлении, ряд вопросов, и в частности влияние температуры на терморезистентность растений, остается пока не полностью выясненным (Александров, 1975; Лархер, 1978).

Задачей настоящей работы было изучение влияния температурного фактора на фоне различной интенсивности освещения на терморезистентность активно вегетирующей овсяницы луговой.

Материал и методика

Растения *Festuca pratensis* Huds., выращивали в условиях вегетационного домика в сосудах Митчерлиха на проливной песчаной культуре по ранее описанной методике (Дроздов, Сычева и др., 1976). Для выравнивания предшествующих опыту условий за 4 суток до начала воздействия заданных параметров среды сосуды с растениями переносили в вегетационные камеры с константным режимом температуры и освещенности (20—22° С, 8—10 тыс. лк, фотопериод 14 ч, относительная влажность воздуха около 70%).

Влияние температуры и освещенности на холодо- и теплоустойчивость листьев овсяницы луговой в фазу кущения изучали методом планируемого двухфакторного эксперимента (Курец, Попов, 1979) при варьировании продолжи-

тельности их действия от 1 до 18 суток. Температуру среды варьировали от —4 до 40° С с интервалом в 1—5°. Интенсивность освещения изменяли в пределах от 0.5 до 20 тыс. лк.

О холодостойкости судили по температуре гибели палисадных клеток закончившего рост листа после 40-минутного промораживания высечек в микрохолодильниках (Дроздов, Курец и др., 1976). Теплоустойчивость определяли по температуре, вызывающей коагуляцию цитоплазмы в клетках палисады после 5-минутного нагрева высечек из листьев в термостатах Геплера (Александров, 1963). За величину холодо- и теплоустойчивости принимали температуру гибели половины клеток высечки. Температурный интервал тестирующего нагрева и охлаждения составлял 0.4°. Повторность определений в каждом опыте 6-кратная, повторность опытов — 2—3-кратная. Математическую обработку данных проводили на ЭВМ «Минск 32» по общепринятым алгоритмам.

Результаты исследований и их обсуждение

Исследование влияния температуры в интервале от 35 до —3° при интенсивности освещения 2, 4, 12, 20 тыс. лк на устойчивость листьев к промораживанию показало, что она остается постоянной при действии температур от 35 до 15° и повышается при температуре 10° и ниже (рис. 1). При этом увеличение освещенности в изучаемом диапазоне при снижении температуры до —1° ведет к возрастающему повышению устойчивости к промораживанию. Более низкая температура (—3°) также приводит к повышению устойчивости, но меньшему, чем это имеет место при —1°, что, вероятно, обусловлено уже необходимостью перестроек мембран, в частности их липидной части, в связи с приближением или частичным наступлением фазового перехода (Lyons, Raison, 1970; Lyons, 1973). Уменьшение эффекта закалки при —3° свидетельствует о близости температурной границы, ниже которой происходит не повышение, а снижение устойчивости (Дроздов, Сычева и др., 1976).

Для уточнения влияния продолжительности действия заданной температуры был проведен специальный опыт (рис. 2), который подтвердил ранее полученные данные. Содержание растений при температурах в диапазоне 35—15° при освещенности 4 тыс. лк независимо от его продолжительности не изменяло устойчивости овсяницы луговой к промораживанию. Понижение температуры до 10° и ниже так же, как и в предыдущем опыте, вызывало постепенное повышение устойчивости с последующим выходом на плато. При этом чем ниже была температура среды, тем раньше наступало повышение устойчивости и тем выше было ее максимальное значение.

Следующая серия опытов (рис. 3) была посвящена уточнению влияния уровня освещенности и продолжительности действия закаливающих температур (0 и 5°) на устойчивость листьев к промораживанию. Исследования показали, что увеличение интенсивности освещения и продолжительности действия

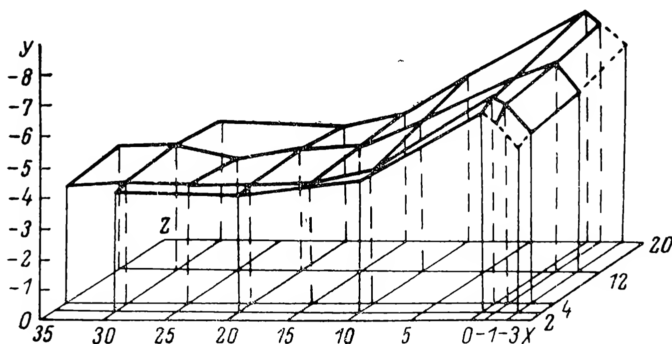


Рис. 1. 4-суточное влияние температуры и освещенности на устойчивость листьев овсяницы луговой к промораживанию.

На осях: X — температура среды, °C; Y — температура гибели палисадных клеток при промораживании, °C; Z — освещенность, тыс. лк. *Пунктиром* соединены точки, полученные путем экстраполяции.

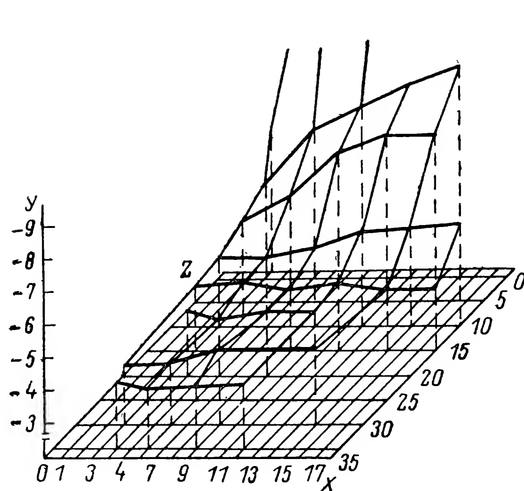


Рис. 2. Влияние температуры и продолжительности ее действия на устойчивость листьев овсяницы луговой к промораживанию.

На осях: *X* — продолжительность действия температуры среды, сутки; *Y* — температура гибели палисадных клеток при промораживании, °С; *Z* — температура среды, °С.

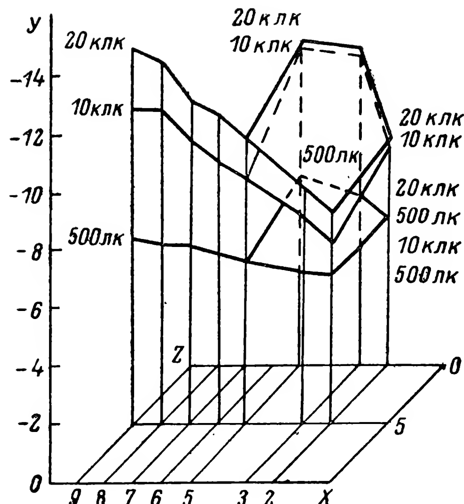


Рис. 3. Влияние температуры, освещенности и продолжительности их действия на устойчивость листьев овсяницы луговой к промораживанию.

Обозначения те же, что на рис. 2.

температуры ведет к возрастанию устойчивости. Однако при действии 0° положительное влияние интенсивности света значительно ниже, чем при действии +5°. Отметим, что исследуемые в нашем опыте уровни освещенности лежат ниже полного светового насыщения фотосинтеза для данного вида (Лархер, 1978). Есть основания предполагать отрицательное влияние на растение более высокой, чем испытанная в наших опытах, освещенности при пониженных температурах окружающей среды, о чем свидетельствуют литературные данные (Рабинович, 1959; Gallopin, Jolliffe, 1973).

Изучение влияния температурного фактора на теплоустойчивость листьев овсяницы луговой при двух значениях интенсивности освещенности показало, что как понижение, так и особенно повышение температуры среды ведут к увеличению теплоустойчивости (рис. 4). При этом терморезистентность клеток практически не зависит от уровня освещенности растений, однако малый диапазон исследуемых в данном опыте температур и большой интервал между ними не позволили наметить границы начала повышения теплоустойчивости и повреждения листьев.

В связи с этим в дальнейшем постановкой серии специальных опытов была уточнена температура среды, вызывающая повышение терморезистентности и повреждение листьев овсяницы луговой (рис. 5). Исследования показали, что повышение устойчивости листьев к промораживанию наблюдается в результате понижения окружающей температуры до 10° и ниже. Резкое охлаждение растений до —4° и ниже вызывает повреждение их, а затем гибель. Содержание растений при температуре 20° и выше, а также при 10° и ниже приводят к повышению теплоустойчивости листьев.

Внезапное действие высоких температур, начиная с 37°, приводит к повреж-

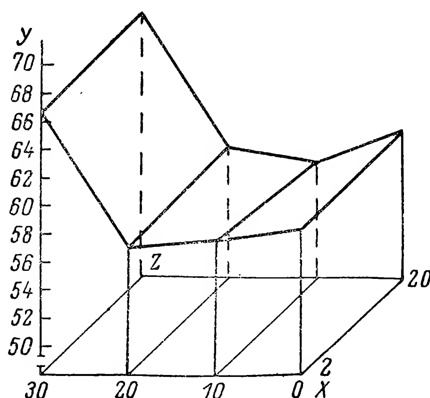


Рис. 4. Влияние температуры и освещенности на протяжении 4 суток на устойчивость листьев овсяницы луговой к нагреву.

На осях: *X* — температура среды, °С; *Y* — температура гибели палисадных клеток при нагреве, °С; *Z* — освещенность, тыс. лк.

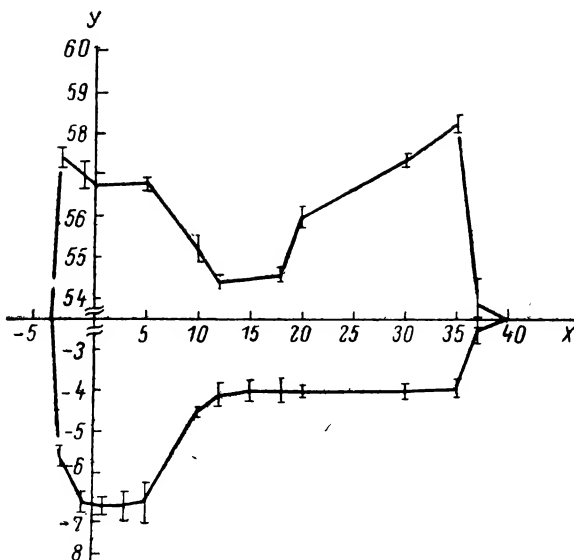


Рис. 5. Изменение тепло- и холодоустойчивости листьев овсяницы луговой после 4-суточного воздействия изученных температур при освещенности 4 тыс. лк.

На осях: *X* — температура среды, °С; *Y* — температура гибели палисадных клеток при нагреве и промораживании, °С.

дению, а затем гибели растений. Изменение температуры в интервале 12—18° не оказывает влияния на тепло- и холодоустойчивость листьев.

Таким образом, полученные данные о влиянии температуры среды на терморезистентность овсяницы луговой подтверждают высказанную нами ранее гипотезу о ее зональном действии (Дроздов и др., 1974, 1976, 1977, 1979).

Факт одновременного повышения холодо- и теплоустойчивости в осенне-зимний период отмечен у многих видов растений (Александров и др., 1959; Шухтина, 1962; Biebl, Maier, 1969; Schwarz, 1970). Подобные данные получены также при экспериментальной холодовой закалке активно вегетирующих растений *Dactylis glomerata* (Александров и др., 1959) и проростков озимой пшеницы (Щербакова, 1969). В. Я. Александров (1975) объясняет этот феномен широкой степенью неспецифической стабилизации клеток за счет появления в них веществ различной природы (лигандов), оказывающих антиденатурирующее действие.

В литературе имеется немало сведений о защитном действии сахаров, аминокислот, ионов Ca и Mg и других веществ как при холодовом (Heber, 1958; Туманов, Трунова, 1967; Трунова, 1970; Santarius, 1973), так и при тепловом (Фельдман, 1962; Завадская, 1964; Барабальчук, 1970; Santarius, 1973) повреждении. K. Santarius (1973) утверждает, что накопление сахаров в клетках растений зимой обусловливает одновременное повышение холодо- и теплоустойчивости. В то же время механизмы стабилизации клеток весьма многообразны и могут быть различны при холодовом и тепловом закаливании. Об этом свидетельствуют опыты Г. Г. Шухтиной (1964), в которых растения ежи сборной, взятые зимой в состоянии естественного холодового закаливания и имеющие повышенную по сравнению с летним периодом теплоустойчивость, были подвергнуты тепловой закалке. При этом уровень теплоустойчивости возрастал на ту величину, на которую он повышался при тепловом закаливании летних растений. Таким образом, изменения, возникающие при холодовом закаливании, не препятствуют тепловому и в то же время включают в себя такие перестройки, которые влияют на уровень теплоустойчивости.

Дисперсионный анализ результатов наших исследований позволил количественно оценить влияние исследуемых факторов на терморезистентность овсяницы луговой (см. таблицу). Он показал, что влияние температуры, освещенности и продолжительности их действия в изученных диапазонах на устойчивость листьев к промораживанию во всех проведенных экспериментах статистически значимо. Однако сила этих факторов различна. Основную роль в по-

вышении устойчивости к промораживанию играет температура, ее сила влияния 0.91—0.95. Сила влияния светового и временнóго факторов значительно меньше — 0.01—0.02. Роль температурного фактора в изменении теплоустойчивости также является преобладающей (0.99—0.72) над временны́м (0.02), в то время как влияние освещенности в изученном диапазоне оказалось незначимым. Совместное влияние температуры с освещенностью или продолжительностью действия во всех экспериментах статистически значимо, и сила его при этом колеблется от 0.01 до 0.17.

Количественная оценка влияния температуры, освещенности и продолжительности их действия на терморезистентность листьев овсяницы луговой

Исследуемый признак	Фактор влияния	Дисперсионное F-отношение		Сила влияния
		экспериментальное	табличное (0.95)	
Устойчивость к промораживанию	A — освещенность (4.12 тыс. лк)	25.4	3.9	0.01
	B — температура (35÷—3°)	324.2	1.9	0.90
	A×B	20.7	1.9	0.06
	A — освещенность (2.20 тыс. лк)	23.9	4.1	0.02
	B — температура (30—0°)	334.3	2.8	0.91
	A×B	13.2	2.8	0.04
	A — температура (35—0°)	686.6	2.2	0.95
	B — время (8—12 суток)	86.6	4.0	0.02
	A×B	13.2	2.2	0.02
Устойчивость к нагреву	A — освещенность (2.20 тыс. лк)	4.7	4.1	0.00
	B — температура (30—0°)	2536.1	2.8	0.99
	A×B	12.2	2.8	0.01
	A — температура (35—15°)	864.9	4.3	0.92
	B — время (8—15 суток)	30.8	4.4	0.03
	A×B	23.7	4.4	0.03
	A — температура (15—0°)	676.9	4.2	0.72
	B — время (5—18 суток)	40.0	3.3	0.08
	A×B	78.9	3.3	0.17

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1963). Цитофизиологические и цитоэкологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. Тр. Бот. инст. АН СССР, 4, 16. — Александров В. Я. (1975). Клетки, макромолекулы и температура. Л., Наука. — Александров В. Я., Лютова М. И., Фельдман Н. Л. (1959). Сезонные изменения устойчивости растительных клеток к действию различных агентов. Цитология, 1, 6. — Барабальчук К. А. (1970). Влияние ионов кальция, марганца, магния и калия на устойчивость растительных клеток. Цитология, 12, 5. — Дроздов С. Н., Курец В. К., Будыкина Н. П., Балагурова Н. И. (1976). Определение устойчивости растений к заморозкам. В кн.: Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л., Колос. — Дроздов С. Н., Сычева З. Ф., Будыкина Н. П., Балагурова Н. И. (1974). Влияние температурного фактора на заморозкоустойчивость ботвы картофеля. Научн. тр. Инст. картоф. хоз., 20. — Дроздов С. Н., Сычева З. Ф., Будыкина Н. П., Балагурова Н. И., Холопцева Н. П. (1976). Влияние предшествующей температуры на заморозкоустойчивость растений. Физиол. раст., 23, 2. — Дроздов С. Н., Сычева З. Ф., Будыкина Н. П., Курец В. К. (1977). Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений к заморозкам. Л., Наука. — Дроздов С. Н., Титов А. Ф., Балагурова Н. И. (1979). Влияние температуры на некоторые физиолого-биохимические процессы и терморезистентность активно вегетирующих растений. (Редколлегия журнала «Биологические науки» МВ и ССО СССР). М., 513—79 Деп. — Завадская И. Г. (1964). Изменения в содержании углеводов при тепловых закалках растений. В кн.: Клетка и температура среды. Л., Наука. — Курец В. К., Попов Э. Г. (1979). Моделирование продуктивности и холодоустойчивости растений. Л., Наука. — Лархер В. (1978). Экология растений. М., Мир. — Рабинович Е. (1959). Фотосинтез, 3. М., ИЛ. — Трунова Т. И. (1970). Накопление сахаров в хлоропластах озимой пшеницы во время закаливания к морозу. Физиол. раст., 17, 5. — Туманов И. И., Трунова Т. И. (1967). Значение для озимой пшеницы накопления сахаров во время первой фазы закаливания ее к морозам. ДАН СССР, 175, 5. — Фельдман Н. Л. (1962). Влияние сахаров на устойчивость некоторых высших растений к нагреву и высокому гидростатическому давлению. Цитология, 4, 6. — Шухтина Г. Г. (1962). Сезонные изменения теплоустойчивости клеток некоторых хибинских растений. Бот. ж., 47, 1. — Шухтина Г. Г. (1964). Влияние повторных тепловых закалок на теплоустойчивость растительных клеток. В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды.

Л., Наука. — Щ е р б а к о в а А. М. (1969). Регистрация экспериментального повышения теплоустойчивости растительных клеток с помощью тетразолиевого теста. Цитология, 11, 11. — B i e b l R., M a i e r R. (1969). Tageslange und Temperaturresistenz. Österr. Bot. Z., 117, 3. — G a l l o p i n S. G., J o l l i f f e P. A. (1973). Effects of low nonfreezing temperatures on chlorophyll accumulation in corn and other grasses. Crop Sci., 13, 6. — H e b e r U. (1958). Ursachen der Frostresistenz bei Winterweizen. 1. Die Bedeutung der Zucker für die Frostresistenz. Planta, 52, 2. — L y o n s J. M. (1973). Chilling injury in plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 24. — L y o n s J. M., R a i s o n J. K. (1970). Oxidative activity of mitochondria isolated from plant tissues sensitive and resistant to chilling injury. Plant Physiol., 45, 4. — S a n t a r i u s K. A. (1973). The protective effect of sugars on chloroplast membranes during temperature and water stress and its relationship to frost desiccation and heat resistance. Planta, 113, 2. — S c h w a r z W. (1970). Die Einfluss der Photoperiode auf das Austreiben, die Frosthärte und die Hitzeresistenz von Zirben und Alpenrosen. Flora, 159, 3.

Институт биологии
Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 2 VI 1980.

УДК 581.46 : 582.632.1

А. В. Козьмин

ОБОЕПОЛЫЕ СОЦВЕТИЯ У *BETULA PENDULA (BETULACEAE)* В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

A. V. KOSMIN. BISEXUAL INFLORESCENCES IN *BETULA PENDULA* (*BETULACEAE*) IN NATURAL ENVIRONMENTS

Описываются редко наблюдаемые в естественных условиях обоеполые соцветия, появившиеся в большом количестве на нескольких деревьях *Betula pendula*. Из соплодий, развившихся из андрогинных соцветий, выращены сеянцы. Отмечаются и другие аномалии цветения у этой березы.

Заложение и начальные этапы развития женского и мужского цветков у березовых принципиально не отличаются друг от друга (Корчагина, 1974). Различные внешние условия могут способствовать развитию либо преимущественно женских, либо преимущественно мужских сережек. Так, у березы, произрастающей в Семилукском питомнике Воронежской обл., в 1977 г. было меньше женских сережек в общем числе соцветий, чем в предыдущем и последующем годах. На деревьях, хорошо освещенных солнцем, наблюдалось больше пестичных соцветий, чем тычиночных. Из практики лесоводства известно, что можно увеличить число женских цветков и плодоношение дерева в целом обрезкой корней, перетяжкой ствола проволокой, внесением удобрений (Ромедер, Шенбах, 1962).

Многие авторы придавали большое значение появлению обоеполых соцветий в семействе березовых: у ольхи черной (Курдиани, 1914), ольховника камчатского (Федоров, 1947; Корчагина, 1974), березы Резниченко (Фролова, 1958), березы японской (Некрасов и др., 1963), березы пушистой (Толстопятенко, 1974), березы извилистой (Махнев, Коробченко, 1976). Как отмечают авторы, обоеполые сережки часто встречались в экстремальных условиях, а также при интродукции. Большое количество андрогинных соцветий наблюдалось при содержании прививок раноцветущих форм березы повислой в теплице (Dellingshausen, Stern, 1958).

Большое количество андрогинных сережек у *Betula pendula* Roth. в естественных условиях мы наблюдали в апреле 1976 г. на четырех деревьях, произрастающих в Семилукском лесопитомнике Воронежской обл. Деревья №№ 1—3 росли на одной защитной лесополосе, № 4 — на другой, но близко от трех предыдущих.

В табл. 1 приведены таксационные показатели деревьев, на которых обнаружены обоеполые соцветия, и число последних на нижних ветвях. Высоко расположенные (выше 3.5 м над землей) андрогинные сережки не учитывались,

ТАБЛИЦА 1

Таксационные показатели деревьев с обоеполыми соцветиями (возраст 15 лет)

№ дерева	Диаметр		Высота		Число учтенных андрогинных сережек на нижних ветвях деревьев
	см	в % к среднему дереву лесополосы	м	в % к среднему дереву лесополосы	
1	5	42	7.1	58	48
2	7	58	7.3	59	15
3	8	67	11.6	94	1
4	13	76	11.2	83	17

так как были труднодоступны. Все деревья с обоеполыми соцветиями отставали в росте от среднего дерева в насаждении. На деревьях с хорошим ростом обоеполые соцветия обнаружены не были. У деревьев №№ 1—3, произрастающих на одной лесополосе, андрогинных сережек было тем больше, чем меньше были высота и диаметр дерева.

Цветение всех деревьев было хорошее. Пересчет числа всех (женских, мужских, андрогинных) соцветий на отрезок несущей их ветви длиной 10 см показал, что у дерева № 1 их в среднем 20, у дерева № 2 — 6, а у дерева № 3 — 11 (замерялась ветвь первого порядка от ее вершины до участка без соцветий). У отдельных ветвей дерева № 1 на отрезке длиной 20—30 см было по 110—120 соцветий.

Обоеполые сережки располагались одиночно или группами среди однополых соцветий в вершинной и срединной частях ветвей различного диаметра. Их было всегда меньше, чем пестичных, а соотношение с тычиночными колебалось (табл. 2). Обоеполые сережки составляли 1—18% от общего числа соцветий. На этих деревьях имелись также нижние ветви исключительно с однополыми (пестичными и тычиночными) сережками. Как известно, женские сережки у березы во время цветения направлены вверх, мужские — вниз. Обоеполые занимают промежуточное положение, а в случае, когда часть с тычиночными цветками у них значительная, свисают вниз.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение женских, мужских и андрогинных сережек (в %) на нижних ветвях деревьев

№ дерева	№ ветки	Всего соцветий на ветке	В том числе		
			женских	мужских	андрогинных
1	1	124	80	8	12
	2	110	74	16	10
	3	149	80	11	9
	4	29	86	7	7
	5	16	94	—	6
	6	75	80	15	5
2	1	44	68	14	18
	2	42	60	28	12
	3	26	73	19	8
3	1	96	63	36	1

Во всех обоеполых сережках зона с пестичными цветками располагалась в основании соцветия, за ней следовала переходная зона и на вершине соцветия находилась зона тычиночных цветков (рис. 1 и 2). У одного соцветия (табл. 3) нормальных пестичных цветков не было, и в его основании находилась лишь зона длиной 9 мм с редуцированными женскими и мужскими цветками, зона с нормальными тычиночными цветками была длиной 43 мм. Обычно длина переходной зоны составляла 1—3, зоны с пестичными цветками — 3—14 (10±1),

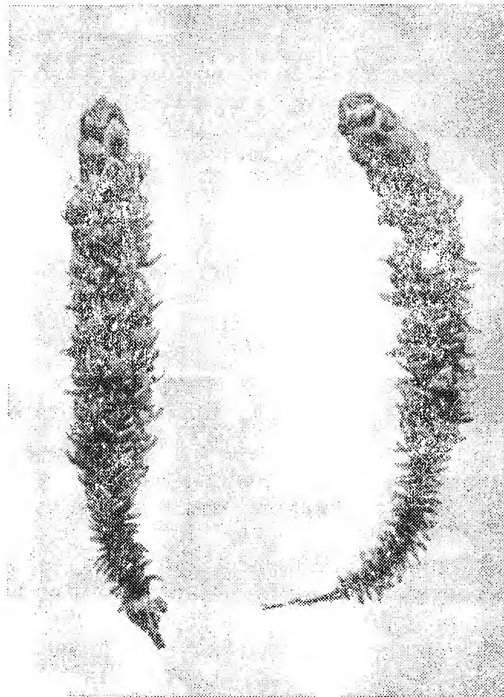


Рис. 1. Обоеполые соцветия *Betula pendula*.

ТАБЛИЦА 3

Размеры обоеполых соцветий на дереве № 4

№ соцветия	Длина участка соцветия, мм		
	с пестичными цветками	переходная зона	с тычиночными цветками
1	14	3	7
2	13	2	13
3	13	1	16
4	13	1	14
5	13	1	8
6	12	2	24
7	11	2	20
8	10	1	16
9	10	2	8
10	10	2	20
11	9	3	10
12	9	1	4
13	8	1	12
14	7	2	18
15	7	1	10
16	5	2	37
17	—	9	43

с тычиночными — 4—43 мм (16±3 мм). Общая длина обоеполых сережек составляла 14—52 (28±3), нормальных пестичных — 4—23 (17±1), тычиночных — 7—70 (38±2) мм (по замерам у дерева № 4 во время цветения). Таким образом, по длине андрогинные сережки в среднем были больше нормальных пестичных и меньше тычиночных. Длина пестичной и тычиночной зон у обоеполых соцветий меньше, чем у соответствующих однополых. Толщина обоеполых сережек в зоне с пестичными цветками такая же, как и однополых пестичных сережек (2—3 мм), в зоне тычиночных цветков меньше (2—5 мм), чем у мужских однополых сережек (3—7 мм). Андрогинные сережки с разным соотношением длины зон с пестичными и тычиночными цветками наблюдались на одной и той же ветке.

В обоеполых соцветиях кроющие чешуйки мужских цветков, удаленных от переходной зоны, имеют обычный вид. Они расположены рыхло, коричневого цвета, крупные, широкие, верхний край их заострен и направлен к вершине соцветия. Кроющие листья женских цветков, удаленных от переходной зоны, также обычного вида. Они располагаются более плотно, значительно меньшего размера, чем у мужских цветков, зеленые, продолговатые, с закругленным верхним краем, который большей частью слегка отогнут к основанию сережки. В андрогинных соцветиях наблюдается постепенный переход по цвету, величине, форме, положению кроющих листьев от одного типа к другому. Так, например, коричневая окраска появляется около женской зоны сначала узкой полоской вдоль верхнего края чешуйки, а затем постепенно (при переходе к мужской зоне) распространяется на большую часть ее (рис. 3, *А*). Изменяются величина и форма прицветничков при мужском дихазии. Вдали от переходной зоны мужские и женские дихазии имеют такой же вид, как и в однополых сережках. Размеры пыльников уменьшаются вниз по оси сережки, вблизи переходной зоны пыльца в них недоразвитая, встречаются пыльники уродливой формы, в переходной зоне можно наблюдать рудиментарные тычинки в виде плоских образований или бугорков в начальный период дифференциации. В направлении вверх по оси сережки к переходной зоне наблюдаются сначала уменьшение размеров, затем редукция женских цветков. В переходной зоне они могут иметь уродливую форму (например, видны лишь зачаточные рыльца или плодолистики

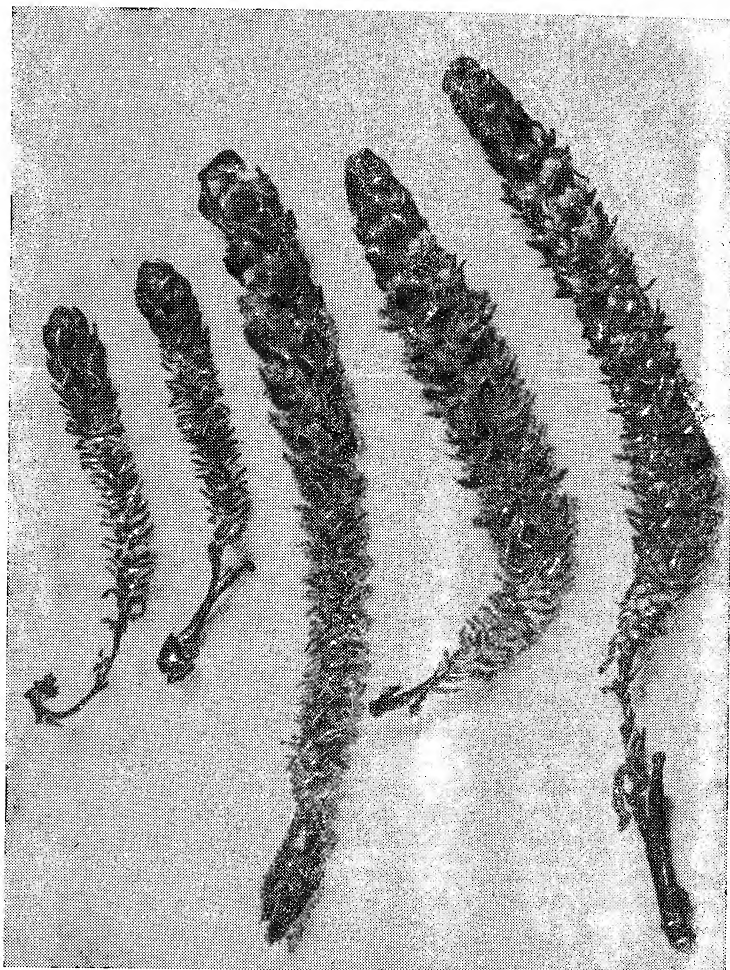


Рис. 2. Обоеполые соцветия *Betula pendula* с различно выраженными зонами пестичных и тычиночных цветков.

завязи, сросшиеся только в основании). В этой зоне рудименты мужских и женских цветков можно встретить в одном дихазии (рис. 3, *Б*). Уродливые цветки березовых в переходной зоне подробно описали И. А. Корчагина (1974) и А. И. Толстопятенко (1974). Цветки в этой зоне стерильные.

Как известно, при цветении березы мужские сережки удлиняются, их чешуи размыкаются, из зрелых пыльников высыпается желтая пыльца, которая переносится на красновато-пурпурные рыльца, готовые к этому времени для опыления. У большинства андрогинных соцветий время цветения совпадало со временем цветения нормальных соцветий. Лишь у двух андрогинных сережек (из 17 учтенных на дереве № 4) в момент наблюдения цветения не было, а у четырех — женские цветки были готовы к опылению, но чешуи тычиночной зоны оставались еще плотно сомкнутыми. У обоеполых сережек с совпадающим или близким временем цветения их мужских и женских дихазиев зона с тычиночными цветками была большей или равной длины с пестичными (в среднем длина у них составила 185%, а самое большее — 740 по отношению к длине зоны с пестичными цветками). У андрогинных сережек с несовпадающим временем цветения тычиночная зона (с сомкнутыми чешуями) была значительно (на 44—80%) короче пестичной (с готовыми к опылению рыльцами).

У соплодий, развившихся из андрогинных соцветий (рис. 4), вершинки более тупые, чем у обычных, и у некоторых из них виден конец обломанной оси. Размеры их меньше и по длине и по толщине, чем у соплодий нормальных соцветий (табл. 4).

Плодовые чешуйки и орешки, развившиеся в андрогинных соцветиях, имеют нормальный вид, но меньший размер. Самые мелкие орешки были из самых коротких соплодий. Всхожесть орешков зависела от величины соплодий,

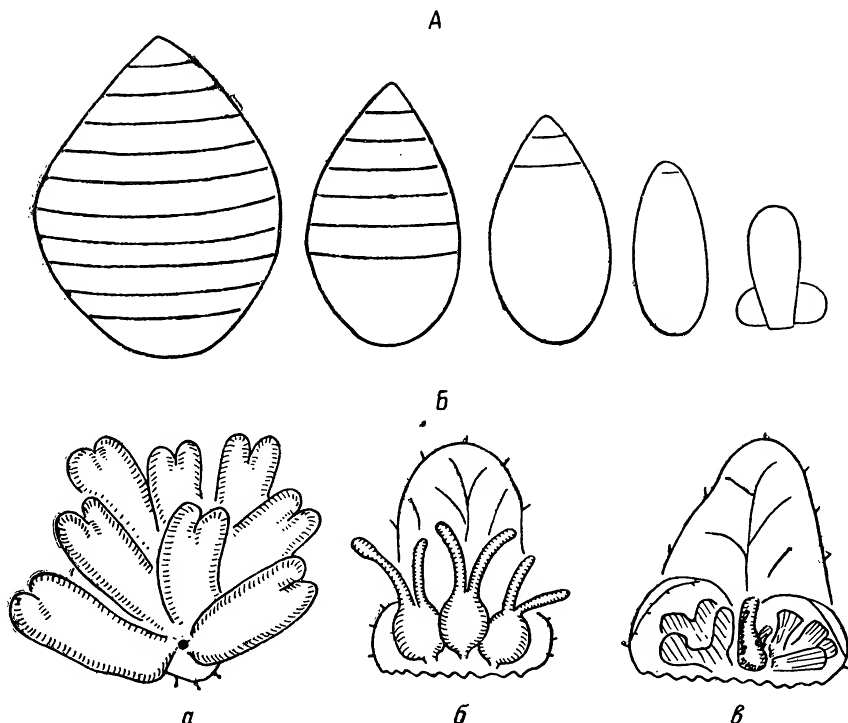


Рис. 3. Изменение формы кроющих чешуй в андрогинных соцветиях *B. pendula* (*A*), вид с наружной стороны, *штриховкой* показана коричневая окраска чешуи (*слева* — чешуя при мужском дихазии) и цветки из андрогинных соцветий (*Б*).

а — мужской дихазий, взятый из тычиночной части андрогинного соцветия (видна часть пыльников дихазия); *б* — женский дихазий, взятый из пестичной части андрогинного соцветия; *в* — уродливый женский цветок среди рудиментов тычинок в переходной зоне.

из которых они были получены. Орешки из соплодий длиной 5 мм и меньше оказались невсхожими, так как поблизости от переходной зоны женские цветки были редуцированными и развили лишь партенокарпические плодики. Орешки из соплодий длиной 20—37 мм имели меньшую всхожесть, чем орешки из нормальных соплодий. Например, у одного дерева энергия прорастания и всхожесть орешков из соплодий длиной 20 мм, развившихся из андрогинных соцветий, составили соответственно 7 и 11, а из нормальных — 27 и 34%. У другого дерева всхожесть орешков из соплодий длиной 27 мм была 37 и из соплодий длиной 37 мм — 47% (те и другие развились из обоеполых соцветий), а из нормальных — 60%. Орешки, развившиеся из обоеполых и нормальных соцветий, проращивались на фильтровальной бумаге в условиях лаборатории. Всходы после их появления и перенесения в ящик с землей показали хорошую приживаемость и нормальные рост и развитие; через месяц они имели, кроме семядольных, и несемядольные листья.

ТАБЛИЦА 4

Размеры соплодий, развившихся из обоеполых и нормальных соцветий

№ дерева	Число измеренных (*n*) и размеры соплодий (мм), развившихся из соцветий							
	обоеполых				нормальных			
	n	длина		ширина средняя	*n*	длина		ширина средняя
		пределы	среднее			пределы	среднее	
1	5	8—33	22.8±4.5	8.9±0.8	9	22—35	27.2±1.3	9.0±0.1
2	24	5—22	12.9±1.0	3.8±0.3	34	22—30	26.1±0.4	5.4±0.1
3	12	2—37	13.9±3.5	5.1±0.5	25	39—56	47.2±1.1	7.7±0.2

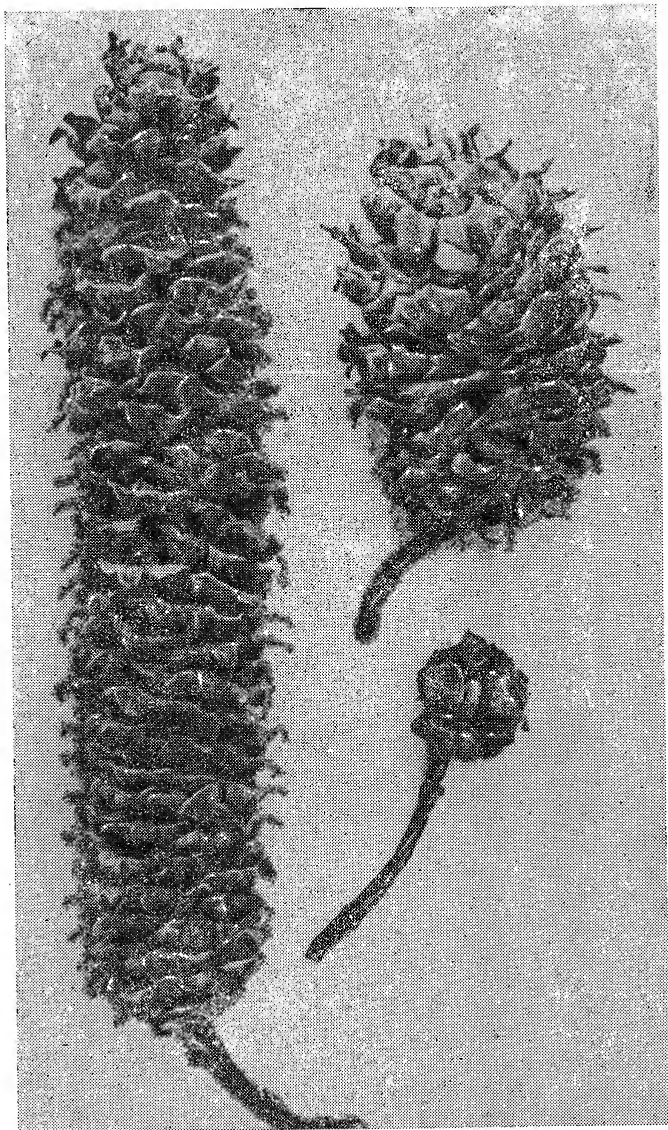


Рис. 4. Соплодия *Betula pendula*, развившиеся из андрогинных соцветий.

В последующие весны (1977—1978 гг.) обоеполые соцветия на этих и других деревьях не наблюдались. В 1977 г. цветение было хуже, чем в предыдущий год, но в 1978 г. оно было, как и в 1976 г., хорошим. Например, на дереве № 1 на тех же ветвях, на которых в 1976 г. наблюдались обоеполые сережки, можно было насчитать от 8 до 30 женских и мужских соцветий (в пересчете на 10 см несущей ветви). Можно предположить, что появление обоеполых соцветий обусловлено воздействием какого-то климатического фактора, изменившего регуляцию ростовых веществ у наиболее ослабленных, отставших в росте деревьев.

Здесь можно отметить также редкий случай образования гроздей однополых соцветий (рис. 5, *А* и *Б*). На двух ветках семилетней *Betula pendula* Roth. на побегах длиной 2 и 3.5 см имелись соответственно 22 и 35 женских соцветий, которые сначала располагались, как обычно, редко, затем чаще и, наконец, почти вплотную друг к другу; на вершине ветвей находились мужские сережки. В остальном развитие этих женских соцветий было нормальным. На другом дереве (80 лет, диаметр 51 см, высота 19 м) в августе наблюдалось несколько гроздьев мужских соцветий. Грозди на участке ветви длиной 3 см содержали до 22 сережек (вместо обычных 1—3). Длина муж-

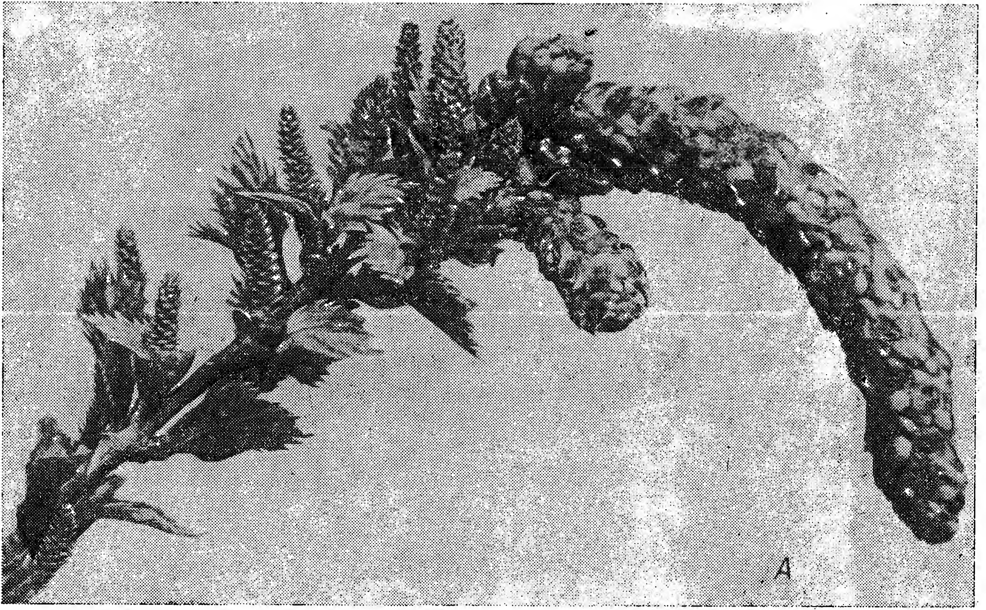
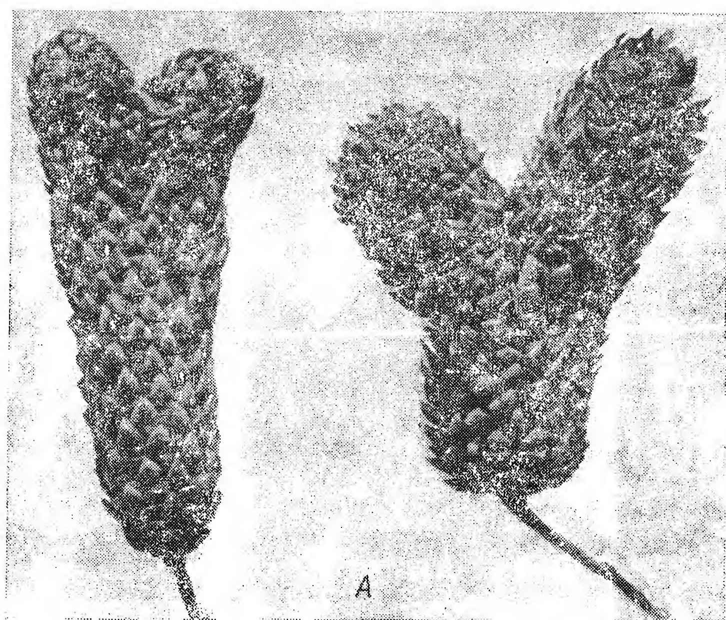




Рис. 5. Гроздь женских (*А*) и мужских (*Б*) соцветий на побеге *B. pendula*.



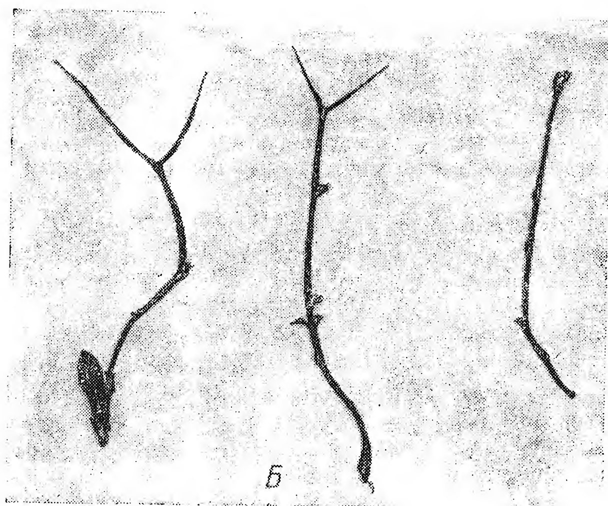


Рис. 6. Раздваивающиеся соплодия *Betula pendula* (*А*) и вид их осей (*Б*) (*справа* — ось нормального соплодия).

ских сережек (в августе, в год их появления) составляла 1.3—2.0 см, и вид их был нормальный. На этой ветке листовые почки заложились на обычном друг от друга расстоянии — 2.0—2.5 см, две листовые почки имелись и среди грозди мужских соцветий.

Представляют интерес раздваивающиеся соплодия, которые мы наблюдали среди обычных на двух деревьях (рис. 6, *А* и *Б*). Одно из них (80 лет) росло на лесополосе, другое (30 лет) — среди уличных посадок г. Воронежа. Длина, ширина, форма и величина крылаток и чешуек, всхожесть орешков из раздваивающихся соплодий были нормальными.

ЛИТЕРАТУРА

К о р ч а г и н а И. А. (1974). О природе цветка березовых. В кн.: Проблемы филогении высших растений. Тр. МОИП, 51. М., Наука. — К у р д и а н и С. З. (1914). Из биологии плодоношения лесных пород. Сельское хозяйство и лесоводство, 224,1. — М а х н е в А. К.,

Коробченко О. В. (1976). Аномалии в строении репродуктивных органов *Betula tortuosa* в высокогорьях приполярного Урала. Бот. ж., 61, 8. — Некрасов В. И., Вартазарова Л. С., Бородина Н. А. (1963). Появление обоеполого соцветия у березы японской в условиях интродукции. Бот. ж., 48, 3. — Ромедер Э., Шенбах Г. (1962). Генетика и селекция лесных пород. М., Изд. сельскохоз. лит., журн. и плакатов. — Толстопятенко А. И. (1974). Обоеполые соцветия у видов *Betula*. Бот. ж., 59, 12. — Федоров А. А. (1947). Аномалии в строении соцветий *Alnus kamtschatica* (Call.) и их возможное толкование. Сов. бот., 15, 2. — Фролова Г. Д. (1958). Аномалия в строении соцветий *Betula resniczenkoana* (Litm.) B. Schischk. Бот. ж., 43, 9. — Dellingshausen M., Stern K. (1958). Über einige besondere Blütenformen der Birke. Silvae Genetica, 7, 6.

Центральный научно-исследовательский институт
лесной генетики и селекции,
Воронеж.

Получено 11 VII 1978.

УДК 581.11 : 581.55 (575.4)

В. П. Дедков, П. Д. Гунин

ВЛАГООБОРОТ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ВОСТОЧНЫХ КАРАКУМОВ

V. P. DEDKOV, P. D. GUNIN. MOISTURE TURNOVER IN PLANT COMMUNITIES OF THE EASTERN KARAKUM

Вычислен расход воды на транспирацию растительными сообществами и дана схема влагооборота в доминирующих фитоценозах Репетекского биосферного заповедника, имеющего площадь 34 600 га и являющегося типичным участком Восточных Каракумов. Общая величина потерь воды на транспирацию за сезон вегетации всеми фитоценозами заповедника достигает 18.1 млн. м^3. Наименьшие запасы воды в надземной и подземной фитомассе характерны для эркекселиновых сюзеново-кандымников на крупнобарханных песках, а наибольшие — для разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульников по долинообразным понижениям. Запасы воды я подземной фитомассе больше, чем в надземной.

Разработка мероприятий, направленных на увеличение биологической продуктивности пустынных фитоценозов, невозможна без детального изучения водного баланса территории, поскольку в пустыне лимитирующим фактором развития растений является дефицит атмосферной и почвенной влаги. Понятно поэтому пристальное внимание специалистов к изучению этого вопроса. В Каракумах первые исследования водного режима почвогрунтов были проведены Б. П. Орловым (1928). В дальнейшем исследования продолжали А. Г. Гаель (1938), М. П. Петров (1941), В. Л. Леонтьев (1941), Э. Н. Благовещенский (1952, 1958), Е. Г. Михельсон (1955) и многие другие. В результате проведенных работ был охарактеризован водный режим почвогрунтов в основных местообитаниях растительности. Количественные данные о различных элементах водного баланса у растений и в растительных сообществах Восточных Каракумов имеются в работах Благовещенского (1946, 1954), Н. И. Бобровской (1971), В. П. Дедкова с соавторами (1975), А. Нуннаева (1979), Н. Ф. Кулика (1979).

Однако приходится констатировать, что водный баланс почвогрунтов и влагооборот пустынных фитоценозов все еще остаются слабо изученными. Серьезным недостатком проведенных ранее работ является то, что при определении водного баланса почвогрунтов не учитывали особенности горизонтального строения фитоценозов. Работы, проведенные в последнее время, показали, что более мелкие части каждого фитоценоза (синузии, микрогруппировки) отличаются друг от друга характером фитоклимата и радиационно-теплового режима (Гунин, Дедков, 1978), поэтому для получения интегральных представлений о водном балансе почвогрунтов и влагообороте пустынных фитоценозов необходимо их определение в каждом из структурных подразделений.

Полевые исследования проводили в 1971—1978 гг. на территории Репетекского биосферного заповедника, расположенного в Восточных Каракумах. В наших опытах интенсивность транспирации растений определялась по Л. А. Иванову с соавторами (1950). Наблюдения проводили на протяжении всего периода развития растений, не реже 2—3 раз в месяц, круглосуточно, через 1—2 ч,

в типичных местообитаниях растений. При этом учитывали возраст растений, ярусное и экспозиционное положение побегов (листьев) и ландшафтные условия произрастания. Суточный и сезонный расход воды на транспирацию отдельными растениями, популяциями и фитоценозами вычисляли по И. Н. Бейдеман и В. Н. Паутовой (1969). При учете количества растений и их надземной фитомассы применяли трансектный метод (Раменский, 1937; Браун, 1957), уточненный применительно к пустынной растительности (Нечаева, 1957; Родин и др., 1967). Для этого на типичных участках в каждом фитоценозе закладывали трансекты, на которых определяли надземную фитомассу и проводили таксационные описания. В сюзеново-кандымниках такие описания были проведены на площади 18, белосаксаульниках — 42, черносаксаульниках — 17 га. Содержание воды в растениях устанавливали путем высушивания проб при 105° С в термостате до постоянного веса и выражали в процентах от сырого и сухого веса. Пробы для определения содержания воды в ассимилирующих побегах, ветвях и стволах отбирали до высоты 6—7 м через 0.5 м. При определении содержания воды в корнях (стержневой, боковые первого и второго порядка, сосущие корешки) отбор проб проводили через 0.3 м до глубины 1.0 м и в радиусе до 0.5 м от стержневого корня. Основой для составления картосхемы расхода воды на транспирацию фитоценозами послужила картосхема ландшафта крупногрядовых песков (Гунин и др., 1972), детализированная нами на основе аэрофотосъемки. Значения величин молекулярной конденсации и гравитационного стока заимствованы из работы Кулика (1979).

Приходная часть водного баланса зоны аэрации пустынных фитоценозов, по мнению Нуннаева (1979), состоит из атмосферных осадков, а также молекулярной конденсации и гидрометеоров. В расходной части преобладают потери воды на эвапотранспирацию и гравитационный сток к грунтовым водам.

1. Расход воды на транспирацию фитоценозами. При определении вышеперечисленных параметров наиболее трудным является получение количественных данных о расходе воды на транспирацию фитоценозами. Основная трудность заключается в том, что интенсивность транспирации и количество зеленой транспирирующей массы варьируют в широких пределах в зависимости от экологических условий даже в пределах одного фитоценоза. На рис. 1 представлена схема распределения расхода воды на транспирацию различными фитоценозами Репетекского биосферного заповедника. Из нее следует, что годовые потери воды на транспирацию фитоценозами варьируют в диапазоне от 4 до 320 мм. Достаточно широкими эти вариации оказываются и в пределах одного фитоценоза, что обусловлено комплексом экологических факторов. Показательны в этом плане черносаксаульники. Потери воды на транспирацию в черносаксаульниках находятся в прямой зависимости от степени задернованности прилегающих к ним с восточной стороны массивов барханных песков, где аккумулируются грунтовые воды. Поэтому площадь, занятая черносаксаульниками, в заповеднике зависит от площади барханных полей. Черносаксаульники в заповеднике занимают примерно 1470 га, или 4.2% общей площади (Гунин и др., 1972). Из этой площади на черносаксаульники, расположенные в центральной и северной частях заповедника, приходится 1088 га (74%), в восточной — 162 (11%), северо-восточной — 161 (11%), южной — 59 (4%). Аналогичным образом характеризуется распределение по площадям барханных полей. Самое крупное поле барханных песков занимает центральную часть заповедника и питает линзу пресных вод, которую используют черносаксаульники центрального и северного долинообразного понижений. Площадь, занятая черносаксаульниками в южном долинообразном понижении, в 18 раз меньше, чем в центральном и северном. Соответственно и площадь, занятая барханными песками, здесь в десятки раз меньше.

От размеров барханных полей и степени их задернованности в значительной мере зависит минерализация линзы грунтовых вод. Обусловлено это тем, что поселяющиеся на барханных песках растения перехватывают влагу атмосферных осадков, поэтому при увеличении числа растений количество атмосферных осадков, достигающих уровня грунтовых вод, из года в год уменьшается. Это приводит к сокращению площади, занятой линзой пресных вод, и к уменьшению ее объема. Одновременно с этим происходит увеличение минерализации,

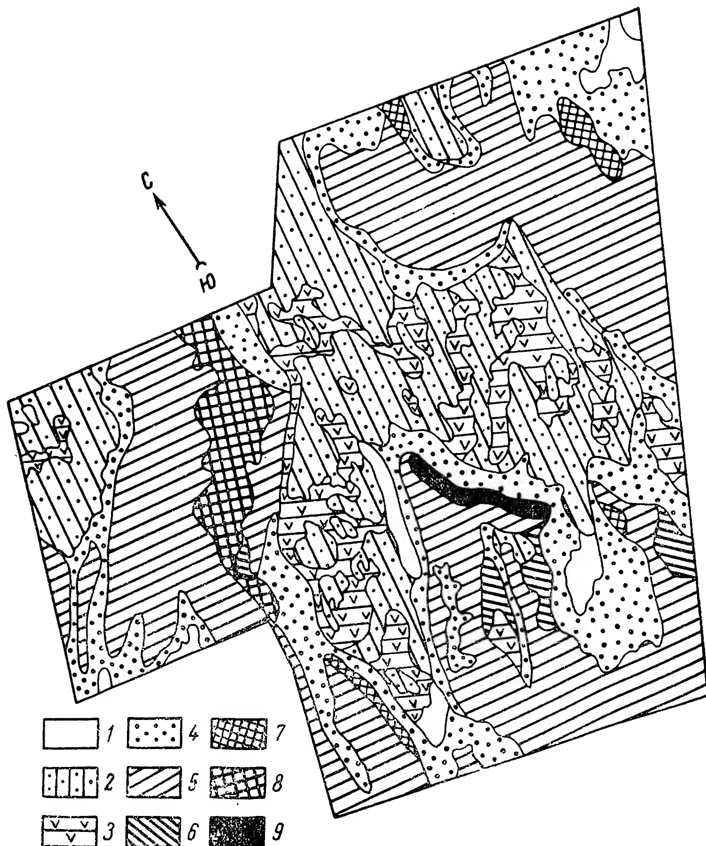


Рис. 1. Расход воды (мм) на транспирацию за вегетационный период растительными сообществами на территории Репетекского биосферного заповедника.

1 — эркекселиновый сюзеново-кандымник на крупнобарханных песках, 4—10 (8) мм. Здесь и далее *цифрами* показаны соответственно минимальные—максимальные (средние) величины расхода воды на транспирацию; *2* — эркекселиновый сюзеново-кандымник на среднебарханных песках, 10—53 (36) мм; *3* — кострово-уркачиселиновый сюзеново-кандымник на мелкобугристо-мелкобарханных песках, 20—70 (45) мм; *4* — кострово-селиновый белосаксаульник на обарханенных грядах и кострово-илаковый белосаксаульник на мелкобугристо-мелкобарханных песках, 40—62 (50) мм; *5* — илаковый белосаксаульник на бугристых песках, 45—80 (60) мм; *6* — илаковый смешанный саксаульник на среднебугристо-среднеячеистых песках, 55—70 (65) мм; *7* — разнотравно-однолетнесолянковый черносаксаульник, 160—230 (200) мм в южном и северо-восточном долинообразном понижениях; *8* — илаково-разнотравно-однолетнесолянковый черносаксаульник, 130—220 (160) мм в центральном и северном долинообразном понижениях; *9* — разнотравно-однолетнесолянковый черносаксаульник в восточном долинообразном понижении, 250—320 (280) мм.

поскольку линза пресных вод подстилается сильно минерализованными грунтовыми водами. В центральном и северном долинообразных понижениях минерализация грунтовой воды варьирует от 0.5 г/л у подножья эоловой гряды до 2.4 г/л на западной границе черносаксаульника, а в южном долинообразном понижении соответственно — от 4.2 до 16.6 г/л. В последние годы были получены количественные данные о самозарастании барханных песков при отсутствии хозяйственной деятельности человека. Результаты исследований, проведенных в Репетекском заповеднике, показали, что за 21 год число растений на ключевых участках увеличилось более чем в 2 раза (Вейисов, 1969). При этом минерализация грунтовых вод в долинообразном понижении с черносаксаульниками за период с 1930 по 1972 г. тоже увеличилась в 2—3 раза (Гунин и др., 1974). Благовещенский (1958) показал, что распределение черносаксаульников в Восточных Каракумах зависит в первую очередь от минерализации грунтовых вод и глубины их залегания. Наиболее производительные черносаксаульники приурочены к водам с минерализацией до 5—6 г/л. При более высоких значениях величин минерализации черносаксаульники начинают изреживаться и отмирают (Гунин и др., 1974).

Учитывая это, можно предположить, что если процессы самозарастания барханных песков и связанное с ними увеличение минерализации грунтовых

вод будут продолжаться, то черносаксаульники Репетекского заповедника обречены на вымирание. Первым, вероятно, исчезнет черносаксаульник, расположенный в южной части заповедника. Здесь при существующих темпах самозарастания барханных песков минерализация грунтовых вод перейдет порог критической (6—7 г/л) через 30—40 лет. Более длительным будет существование черносаксаульников в центральной и северной частях заповедника. Это еще раз указывает на необходимость сохранения барханных массивов заповедника для поддержания природного равновесия пустынных экосистем.

Имея данные о соотношении площадей и расходе воды с 1 га, мы рассчитали потери воды на транспирацию всеми фитоценозами заповедника. Оказалось, что за сезон вегетации они достигали в черносаксаульниках центральной и северной частей заповедника 1.740 млн. м^3, восточной — 454, северо-восточной — 322 тыс. м^3, а южной — 118. Общая величина потерь воды на транспирацию черносаксаульниками составляет 2.6 млн. м^3, или 14.5%, потерь воды всей площадью заповедника. На долю белосаксаульников приходится 11.7 млн. м^3 (64.5%), сюзеново-кандымников — 3.6 (20.0%), смешанных саксаульников — 0.2 (1.0%).

Общая величина потерь воды на транспирацию фитоценозами заповедника достигает 18.1 млн. м^3.

2. З а п а с в о д ы в р а с т и т е л ь н ы х с о о б щ е с т в а х. Располагая данными о количестве воды, содержащейся в различных органах древесно-кустарниковых и травянистых растений, можно приблизительно оценить запас воды, аккумулированной в растениях, а также соотношение между запасами в надземных и подземных органах.

Количество воды в надземных и подземных органах у растений различных фитоценозов неодинаково. Наименьшим запасом воды в надземной и подземной фитомассе характеризуются сюзеново-кандымники, а наибольшим — черносаксаульники. Среднее положение между ними занимают белосаксаульники. Анализ распределения запасов воды по вертикальному профилю в надземной фитомассе указывает на его неравномерность в пределах пятиметрового профиля. В сюзеново-кандымниках и черносаксаульниках 80—90% воды, содержащейся в фитомассе, сосредоточено в слое 0—2, а в белосаксаульниках — в слое 0—1 м. Выше 2 м в сюзеново-кандымниках и черносаксаульниках и 1 м в белосаксаульниках запас воды в надземной фитомассе резко снижается.

Неодинаковым оказывается распределение воды и в подземной фитомассе. Результаты расчетов с использованием данных о распределении фитомассы корней в почвенной толще илаковых черносаксаульников (Мирошниченко, 1975) и о содержании воды в них показали, что практически вся влага, аккумулированная в корневых системах черного саксаула, расположена в верхней полутораметровой толще. Глубже запасы влаги в корнях растений незначительны.

Большой интерес с экологической точки зрения представляют данные о соотношении запасов воды в надземной и подземной фитомассе. Такие величины были получены нами расчетным путем (см. таблицу). Запас влаги в ассимилирующих органах (побегах), ветвях, стволах и корнях мы вычисляли как разницу между их сырым и сухим весом. При расчетах использовали данные о соотношении надземной и подземной фитомассы Ю. М. Мирошниченко (1975), Ю. М. Мирошниченко и Р. К. Тогызаева (1972), Р. К. Тогызаева (1976), Н. Т. Нечаевой (1977), Н. Т. Нечаевой с соавторами (1979).

Полученные результаты говорят о том, что запас воды в общей (надземной и подземной) фитомассе варьирует от 0.3 м^3/га в эркекселиновых сюзеново-кандымниках на крупнобарханных песках до 92 м^3/га в разнотравно-однолетне-солянковых черносаксаульниках по долинообразным понижениям. При этом во всех фитоценозах запасы воды в подземной сфере больше, чем в надземной. В белосаксаульниках в корнях растений содержится 85% всего запаса влаги, а в надземной — только 15%. В сюзеново-кандымниках эти величины составляют 60 и 40, а в различных ассоциациях черносаксаульников — 67, 73 и 27, 33% соответственно. Исключение составляет илаковый черносаксаульник, расположенный в местах с близким залеганием сильноминерализованных грунтовых вод, где из-за значительной массы корней илака запас воды в подземной фитомассе достигал 88% от общего.

Минерализация и запас воды в надземной и подземной фитомассе ($м^3$/га) в различных фитоценозах Репетекского биосферного заповедника

Растительные сообщества	Минерализация грунтовых вод, г/л	Запасы воды в надземных органах растений	Запасы воды в подземных органах растений	Суммарный запас воды в фитоценозе	В процентах от общей суммы	
					в надземных органах	в подземных органах
Эркекселиновый сюзеново-кандымник на крупнобарханных песках в центральной части заповедника *	<1	0.12	0.18	0.30	40	60
Эркекселиновый сюзеново-кандымник на среднебарханных песках в центральной части заповедника	<1	0.39	0.57	0.96	41	59
Илаковый белосаксаульник на бугристых песках						
в южной части заповедника	17.7	1.19	6.56	7.76	15	85
в центральной части заповедника	2.4	2.17	7.90	10.07	22	78
Илаковый черносаксаульник по долинообразным понижениям						
в южной части заповедника	16.7	1.00	7.23	8.23	12	88
в центральной части заповедника	2.0	5.73	15.30	21.03	27	73
Разнотравно-однолетнесолянковый черносаксаульник по долинообразным понижениям						
в южной части заповедника	4.2	13.99	31.12	45.11	31	69
в восточной части заповедника *	2.5	30.74	61.00	91.74	33	67

* Запас воды в фитоценозах рассчитан по данным Мирошниченко и Тогызаева (1972).

3. Скорость обмена воды в растительных сообществах. Для оценки водного режима растительных сообществ, нами, согласно методике Л. А. Иванова (1936), получены данные о скорости оборота воды в фитомассе за сезон вегетации. Эти величины были получены путем деления значений расхода воды на транспирацию за сезон вегетации на запасы воды в общей (надземной и подземной) фитомассе. Расчеты показали, что содержащаяся в надземных и подземных органах растений вода у древесно-кустарниковых видов за сезон вегетации сменяется полностью от 50 до 478 раз, а у травянистых от 40 до 492. Среди изученных сообществ самая низкая скорость водообмена у растений, произрастающих в разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках, самая высокая — в эркекселиновых сюзеново-кандымниках. Среднее положение по скорости смены воды в растениях занимают илаковые бело- и черносаксаульники. Среди широко представленных видов растений, произрастающих в песчаной пустыне, самая низкая скорость водообмена наблюдается у однолетних солянок — кохии зубчатокрылой и сведы дуголистной, а также у илака, черного и белого саксаулов. У этих видов растений содержащаяся в надземных и подземных органах влага сменяется полностью за сезон вегетации от 40 до 82 раз, у представителей семейств бобовых и злаковых — эремоспартона обвислого, аристиды Карелина, аристиды перистой — 420—492 раза. Остальные растения по скорости водообмена занимают промежуточное положение.

4. Влагооборот растительных сообществ. Количественные данные, полученные расчетным и экспериментальным путем, позволили составить графическую модель влагооборота в различных растительных сообществах песчаной пустыни (рис. 2). Из представленных данных следует, что соотношение составляющих водного баланса в различных фитоценозах неодинаково. В эркекселиновых сюзеново-кандымниках на среднебарханных песках суммарные потери воды на транспирацию растительностью и физическое испарение с поверхности почвы и крон растений достигают 865 $м^3$/га. При этом из-за сильной разреженности древесно-кустарникового яруса и подвижности субстрата здесь преобладают потери воды на физическое испарение с поверхности

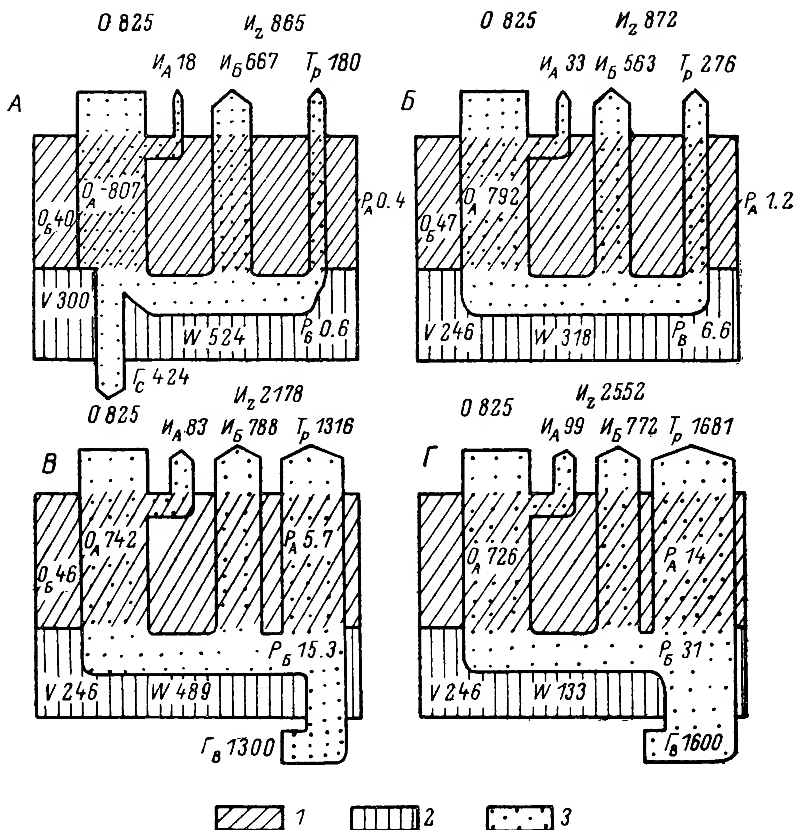


Рис. 2. Схема влагооборота в эркекселиновых сюзеново-кандымниках на среднебарханных песках (*А*), илаковых белосаксаульниках на бугристых песках (*Б*), илаковых (*В*) и разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках (*Г*) по долинообразным понижениям. Размерность величин, представленных на схеме, — м³/га.

О — вертикальные осадки, приходящие на верхнюю границу крон; $О_А$ — вертикальные осадки, достигающие поверхности почвы; $О_Б$ — горизонтальные осадки; *V* — молекулярная конденсация; *W* — остаток влаги в 4-метровой толще почвогрунтов в конце вегетации растительности. Определения выполнены до выпадения зимне-весенних осадков; $Р_А$ — запасы воды в надземных частях растений; $Р_Б$ — запасы воды в подземных частях растений; $И_А$ — физическое испарение с поверхности крон растений; $И_Б$ — физическое испарение с поверхности почвы; $Т_р$ — потери воды на транспирацию растительным покровом; $И_г$ — суммарное испарение; $Г_с$ — гравитационный вертикальный сток, $Г_в$ — грунтовые воды.
1 — надземная сфера, *2* — подземная сфера, *3* — движение воды.

почвы и крон растений. Потери воды на транспирацию значительно меньше. Баланс влаги в четырехметровой толще почвогрунтов в сюзеново-кандымниках в целом положительный. Наличие положительного водного баланса обусловливает ежегодное пополнение линзы пресных вод за счет гравитационного стока. В сюзеново-кандымниках его величина достигает 427 м³/га (Кулик, 1979), накопление влаги в почве за счет молекулярной конденсации — 300 м³/га, что в 1.5 раза больше потерь воды на транспирацию. Содержание воды в растениях составляет 1 м³/га. Использование грунтовых вод из-за значительной глубины их залегания исключено.

В илаковых белосаксаульниках на бугристых песках из-за сильной задернованности песчаной поверхности илаком промачивание почвы в период выпадения зимне-весенних осадков невелико, поэтому гравитационный вертикальный сток накапливающихся в почве осадков к грунтовым водам здесь отсутствует (Кулик, 1979). Основу расходной части составляют потери воды на физическое испарение и транспирацию растительностью — 872 м³/га. При этом бо́льшая часть теряется на физическое испарение с поверхности почвы и крон растений. Запас воды в растениях (7.8 м³/га) в 7.8 раза больше, чем в сюзеново-кандымниках. Величина молекулярной конденсации близка к величине потерь воды на транспирацию растительностью. Баланс влаги в четырехметровой

толще почвогрунтов положительный. Грунтовые воды из-за высокой минерализации (17—20 г/л) и большой глубины залегания (10—15 м) растительностью не используются.

В илаковых и разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках, расположенных в центральной и южной частях заповедника, потеря воды на транспирацию и физическое испарение с поверхности почвы и крон растений в 2.5—3 раза больше (2187—2552 $м^3$/га), чем в эркекселиновых сюзеново-кандымниках и илаковых белосаксаульниках, причем потери воды на транспирацию растительностью здесь в 1.5—2 раза выше, чем на физическое испарение. Запас воды в растениях на ключевых участках достигает 21 в илаковых и 45 $м^3$/га в разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках. Гравитационный вертикальный сток отсутствует. Величина молекулярной конденсации в 8—10 раз меньше потерь воды на транспирацию. Баланс влаги в четырехметровой толще почвогрунтов отрицательный. Основным поставщиком влаги для растений являются слабоминерализованные грунтовые воды.

Полученные нами материалы по водному режиму и влагообороту растительных сообществ Восточных Каракумов интересно сопоставить с аналогичными данными для фитоценозов из других природных зон. По мнению В. М. Свешниковой (1962б), сравнение количества расходуемой растительными сообществами воды весьма важно для познания специфических черт их водного режима и характера водного баланса территории, занимаемой тем или иным типом растительности. Выше было показано, что расход воды на транспирацию фитоценозами Восточных Каракумов в зависимости от количества зеленой транспирирующей массы и минерализации грунтовых вод варьирует в различных фитоценозах от 4 до 320 мм. Расход воды на транспирацию искусственными лесополосами, состоящими из черного саксаула, в пустынных и полупустынных районах Узбекистана выше и составляет 171—652 мм (Гаевская, Хаськина, 1968; Шамсутдинов с соавторами, 1969). Расход воды на транспирацию фитоценозами Центральных Каракумов — 35—350 мм (Яговцева, 1973), потери воды на транспирацию пустынными фитоценозами Памира — 14—99 мм (Свешникова, 1962а). Следовательно, расход воды на транспирацию фитоценозами в Центральных Каракумах близок к таковому в Восточных Каракумах, а на Памире он ниже.

Интересным представляется также сравнение расхода воды на транспирацию фитоценозами пустынной и лесной зон. По данным А. А. Молчанова (1949), сосновые леса европейской части СССР транспирируют 340—500, а лиственные — 680—1200 мм (Ахромейко, 1950), что значительно больше, чем расход воды на транспирацию в Каракумах.

Количество воды, удержанное в надземных и подземных органах растений, в Восточных Каракумах варьирует в диапазоне от 0.3 $м^3$/га в сюзеново-кандымниках до 45—92 $м^3$/га в черносаксаульниках. В березово-елово-лиственничных лесах эта величина только в надземной фитомассе составляет 223 $м^3$/га (Кравченко, 1963), в различных фитоценозах степной зоны — 15—41, в засушливых районах Ногайской степи на Северном Кавказе — 22—27, на лугах лесной зоны — 46—59 $м^3$/га (Бейдеман, Паутова, 1969).

Сравнение представленных данных убеждает в том, что количество воды, удерживаемое в общей (надземной и подземной) фитомассе черносаксаульников Восточных Каракумов, меньше, чем в фитоценозах лесной зоны, но больше, чем в фитоценозах степной зоны и на лугах лесной зоны. При этом в отличие от лесных фитоценозов, где основная масса воды содержится в надземных органах растений (Смирнов, 1962; Кравченко, 1963), в фитоценозах Восточных Каракумов основной запас воды сосредоточен в подземных органах. Аналогичное соотношение запасов воды, по мнению И. Н. Бейдеман и В. Н. Паутовой (1969), характерно также для луговых и степных фитоценозов.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Потери воды на транспирацию различными фитоценозами Репетекского биосферного заповедника неодинаковы: на долю белосаксаульников приходится 11.7 млн. $м^3$ (64.5%), черносаксаульников — 2.6 млн. $м^3$ (14.5%), сюзеново-кандымников — 3.6 млн. $м^3$ (20.0%), смешанных саксаульников — 0.2 млн. $м^3$ (1.0%). Общая потеря воды на транспирацию фитоценозами заповедника достигает 18.1 млн. $м^3$.

2. Запасы воды в надземной и подземной фитомассе варьируют от 0.3 м³/га в эркекселиновых сюзеново-кандымниках на крупнобарханных песках до 92 м³/га в разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках по долинообразным понижениям. Запасы воды в подземной фитомассе выше, чем в надземной.

3. Среди изученных сообществ наиболее низка скорость водообмена у растений, произрастающих в черносаксаульниках. Наибольших значений она достигает в сюзеново-кандымниках. По скорости смены воды в растениях среднее положение занимают белосаксаульники.

4. В сюзеново-кандымниках и белосаксаульниках потери воды на эвапотранспирацию достигают 865 и 872 м³/га. Из этих потерь бо́льшая часть приходится на физическое испарение с поверхности крон растений и почвы. В черносаксаульниках величина потерь воды на эвапотранспирацию за счет использования грунтовых вод в 2.5—3 раз больше, чем в сюзеново-кандымниках и белосаксаульниках. Потери воды на транспирацию здесь в 1.5—2 раза больше, чем на физическое испарение с поверхности почвы и крон растений.

5. В песчаной пустыне массивы барханных песков играют важную роль в процессе формирования линзы пресных вод, которую используют черносаксаульники. Это свидетельствует о необходимости сохранения барханных песков заповедника как фактора стабильности экосистем.

ЛИТЕРАТУРА

Ахромейко А. И. (1950). Бузулукский бор (физиологическое обоснование разведения сосны в степях), 3. М.; Л., Гослесбумиздат. — Бейдеман И. Н., Паутова В. Н. (1969). Водный режим растений на островах и берегах озера Байкал и методика его изучения. М., Наука. — Благовещенский Э. Н. (1946). Некоторые данные по изучению водного баланса пустынных почвогрунтов. Изв. ТФАН СССР, 2. — Благовещенский Э. Н. (1952). Исследования почвенной влажности в Восточных Каракумах. Изв. ТФАН СССР, 4. — Благовещенский Э. Н. (1954). О конденсационной влаге в почвогрунтах пустынь. В кн.: Пустыни СССР и их освоение. М.; Л., Изд. АН СССР. — Благовещенский Э. Н. (1958). Водный режим почвогрунтов в пустынях Средней Азии. Тр. АН ТаджССР, 88. — Бобровская Н. И. (1971). О водном балансе древесных и кустарниковых видов песчаной пустыни Каракумы. Бот. ж., 56, 3. — Браун Д. (1957). Методика исследований и учета растительности. М., ИЛ. — Вейисов С. (1969). Динамика рельефа подвижных песков. Автореф. канд. дис. Ашхабад. — Гаевская Л. С., Хаськина З. Е. (1968). Влажность и засоленность почвы под черносаксауловыми лесными полосами в Карнабчульском пастбищном массиве. Тр. Инст. каракулеводства, 13. — Гаель А. Г. (1938). Некоторые особенности водного режима почвогрунтов в песчаной пустыне. Изв. ГГО, 70, 4—5. — Гунин П. Д., Вейисов С., Нуннаев А. (1974). О процессах усыхания в Восточных Каракумах. В кн.: Биогеографические основы индикации природных процессов. М., Моск. филиал ВГО. — Гунин П. Д., Дарымов В. Я., Вейисов С. (1972). Ландшафтная характеристика Репетекского заповедника. В кн.: Опыт изучения и освоения Восточных Каракумов. Ашхабад, Ылым. — Гунин П. Д., Дедков В. П. (1978). Экологические режимы пустынных биогеоценозов. М., Наука. — Гунин П. Д., Свешникова В. М., Дедков В. П. (1974). Изучение водного баланса пустынных растительных сообществ. В кн.: Методы комплексных исследований геосистем. Иркутск, Институт геогр. Сибири и Дальн. Востока. — Дедков В. П., Гунин П. Д., Ишанкулиев М. (1975). Характеристика основных элементов водного баланса растительных сообществ песчаной пустыни (на примере Восточных Каракумов). Проблемы освоения пустынь, 2. — Иванов Л. А. (1936). Физиология растений. Л., Изд. АН СССР. — Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. (1950). О методике быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях. Бот. ж., 35, 2. — Кравченко В. И. (1963). Количественные соотношения между надземными и подземными органами в 70-летнем ельнике черничном. Бот. ж., 48, 4. — Кулик Н. Ф. (1979). Водный режим песков аридной зоны. Л., Гидрометеоиздат. — Леонтьев В. Л. (1941). Об изменениях влажности в песке барханов и саксаульников Каракумов. Изв. АН СССР, сер. геогр. и геофиз., 2. — Мирошниченко Ю. М. (1975). Корневые системы древесных и кустарниковых растений и их экология в Восточных Каракумах. Бот. ж., 60, 12. — Мирошниченко Ю. М., Тогызаев Р. К. (1972). Закономерности распределения растительности и ее продуктивность в фитоценозах Восточных Каракумов. В кн.: Опыт изучения и освоения Восточных Каракумов. Ашхабад, Ылым. — Михельсон Е. Г. (1955). Динамика растительности Восточных Каракумов (Репетек). В кн.: Труды Репетекской песчано-пустынной станции, 3. Ашхабад, Изд. АН ТССР. — Молчанов А. А. (1949). Гидрологическая роль леса. Бюл. МОИП, отд. биол., 54, 4. — Нечаева Н. Т. (1957). Методика учета запасов кормов на пустынных пастбищах. Ашхабад, Изд. АН ТССР. — Нечаева Н. Т. (1977). Низменные Каракумы, стационар Каррыкуль. В кн.: Ресурсы биосферы. Л., Наука. — Нечаева Н. Т., Антонова К. Г., Каршенас С. Д., Мухаммедов Г., Нурбердыев М. (1979). Продуктив-

ность растительности Центральных Каракумов в связи с различным режимом использования. М., Наука. — Н у н н а е в А. (1979). Водный баланс барханных песков в Юго-Восточных Каракумах. Проблемы освоения пустынь, 1. — О р л о в Б. П. (1928). К изучению экологических условий в юго-восточной части Закаспийских Каракумов. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 19, 4. — П е т р о в М. П. (1941). Водный режим барханных песков и термические условия конденсации влаги в Каракумах. Изв. АН СССР, сер. геогр. и геофиз., 2. — Р а м е н с к и й Л. Г. (1937). Учет и описание растительности на основе проективного метода. М., ВАСХНИЛ. — Р о д и н Л. Е., Р е м е з о в Н. П., Б а з и л е в и ч Н. И. (1967). Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота веществ в фитоценозах. Л., Наука. — С в е ш н и к о в а В. М. (1962а). Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира. Тр. Бот. инст. АН ТаджССР, 19. — С в е ш н и к о в а В. М. (1962б). Расход воды на транспирацию пустынными фитоценозами Памира. В кн.: Физиология древесных растений. М., Изд. АН СССР. — С м и р н о в В. В. (1962). Измерение сырорастущей органической массы в еловых и елово-лиственных древостоях средней тайги в связи с их возрастом. Тр. Инст. леса АН СССР, 53. — Т о г ы з а е в Р. К. (1976). Структура и фитомасса популяции белого саксаула Восточных Каракумов. Тез. докл. Всес. научн. конф. по компл. изуч. и освоен. пустынных территорий, 3. Ашхабад, Ылым. — Ш а м с у т д и н о в З., Ш и р и н с к а я В. Н., И б р а г и м о в И. О., Ш а т у н о в а Н. Н. (1969). Транспирация черного саксаула в культуре и различных экологических условиях пустынной зоны Узбекистана. Проблемы освоения пустынь, 6. — Я г о в ц е в а Л. И. (1973). Интенсивность транспирации растений низменных Каракумов. Автореф. канд. дис., Ашхабад.

Калининградский государственный университет,
Институт эволюционной морфологии
и экологии животных АН СССР,
Москва.

Получено 11 IV 1980.

УДК (581.4+581.84) : 581.45 : 582.734

Л. И. Сальникова

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ ЛИСТА *SORBUS AUCUPARIA*, *SORBUS GORODKOVII* И *SORBUS SIBIRICA* (*ROSACEAE*)

L. I. SALNIKOVA. MORPHOLOGY AND ANATOMY OF THE LEAF OF *SORBUS AUCUPARIA*, *SORBUS GORODKOVII* AND *SORBUS SIBIRICA* (*ROSACEAE*)

При сравнении строения листа трех близких видов *Sorbus* установлено, что морфологические признаки варьируют в значительной степени. Среди анатомических как наиболее константные и надежные для разграничения данных видов выделены очертания оболочек эпидермальных клеток. Рябина обыкновенная и рябина сибирская в строении листа имеют много общих черт, рябина Городкова по отношению к ним занимает обособленное положение.

Видовая самостоятельность *Sorbus sibirica* Hedl. и *S. gorodkovii* Pojark. (*S. glabrata* Hedl. p. p.) неоднократно оспаривалась систематиками (Крылов, 1933; Перфильев, 1936; Кобелева, 1976). Ботаники, считающие эти виды самостоятельными (Hedlund, 1901; Комаров, 1939; Орлова, 1959), решающее значение при их разграничении придают опушению зимующих почек, листочков и черешков сложного листа, осей соцветия и цветков, форме чашелистиков и плодов. Эти морфологические признаки характеризуются высокой степенью изменчивости, поэтому для решения спорного вопроса о самостоятельности этих двух видов может быть важным комплексное морфологическое и анатомическое изучение их генеративных и вегетативных органов.

Изучаемые виды рябины (рябина обыкновенная, рябина сибирская и рябина Городкова) четко различаются по анатомическому строению плода (перикарпию и семенной кожуре) и междоузлий однолетних и трехлетних побегов (Сальникова, 1980а, б). Цель настоящей работы — исследование морфологического и анатомического строения листа трех близких видов рябины, систематическое положение которых дискуссионно.

Материал и методика

Материал взят из наиболее характерных для видов мест обитания в пределах их ареалов. Побеги *S. aucuparia* были собраны с деревьев, растущих в Старом Петергофе Ленинградской обл., *S. sibirica* — в окрестностях г. Тюмени, *S. gorodkovii* — в Полярно-Альпийском ботаническом саду Мурманской обл. Кроме того, ветви *S. aucuparia* и *S. sibirica* были собраны на Научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в Отрадном (Ленинградская обл.). Листья этих видов изучали по гербарию из многих точек их ареалов.

При сборе материала отбирали наиболее развитые листья из средней части однолетнего побега (третий-четвертый лист от его основания). Измерения проводили на 10 листьях каждого вида.

Поперечные срезы верхушечного листочка сложного листа рябины приготовляли из его средней части, ближе к главной жилке. В процессе формирования листа рябины верхушечный листочек закладывается первым, в связи с этим его анатомические признаки по сравнению с боковыми листочками характеризуются бо́льшим постоянством. Описание признаков строения листа проводили по схеме Б. Р. Васильева, Н. И. Гольцовой (1979). Анатомическое строение рахиса и черешка рябины обыкновенной изучали по всей их длине. Сравнение видов проводили по особенностям строения черешка в его средней части. Схемы и рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата РА-4 при увеличении микроскопа 1×1 и 7×40.

Результаты исследования и их обсуждение

Описание морфологического строения листьев *S. aucuparia*, *S. gorodkovii* и *S. sibirica* было проведено рядом авторов (Hedlund, 1901; Комаров, 1939, и др.). Основное значение при разграничении названных видов они отводили опушению листочков сложного листа. Однако данные вышеназванных авторов и наши наблюдения показывают, что морфологические признаки не дают достаточно четких различий между изучаемыми видами (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Сравнение морфологических признаков листа трех видов рода *Sorbus*

Признак	*S. aucuparia* ($\bar{M} \pm m$)	*S. sibirica* ($\bar{M} \pm m$)	*S. gorodkovii* ($\bar{M} \pm m$)
Площадь листовой пластинки,* см^2	43.8±3.95	65.4±7.6	37.5±3.23
Длина листовой пластинки,** см	17.9±0.47	17.9±0.97	16.3±0.82
Длина черешка, см	3.9±0.18	4.5±0.19	3.2±0.17
Черешчатость	0.22±0.72	0.26±0.18	0.20±0.59
Число пар листочков	6.0±0.30	6.0±0.13	7.0±0.20
Число волосков нижней эпидермы на 1 мм^2	103.0±12.0	108.0±7.5	Без опушения
Верхушечный листочек, см			
длина	3.7±0.26	5.0±0.29	3.4±0.19
ширина	1.7±0.57	2.2±0.12	1.2±0.77
Средний боковой листочек, см			
длина	5.0±0.29	6.1±0.24	4.7±0.34
ширина	1.7±0.95	2.1±0.81	1.5±0.75

* Площадь листовой пластинки вычислена при $n=5$; ** Длина листовой пластинки сложного листа: длина рахиса + длина средней жилки верхушечного листочка.

Здесь и в табл. 2 m — ошибка средней арифметической; $\bar{M}$ — средняя арифметическая при $n=10$.

По нашим данным, у рябины обыкновенной сужение среднего бокового листочка начинается в его последней трети — наибольшая его ширина у верхушки (рис. 1, *А*). Верхняя сторона листочков опушена редкими волосками, опушение нижней стороны густое. У *S. aucuparia*, *S. decora* (Merrill, 1978) и двух других исследованных нами видов жилкование полукраспедодромное.

Листья рябины Городкова имеют меньшие по сравнению с рябиной обыкновенной и рябиной сибирской площадь и длину листовой пластинки, более короткий черешок, а в связи с этим меньшую черешчатость листа (отношение длины черешка к длине средней жилки листовой пластинки: Васильев, Голь-

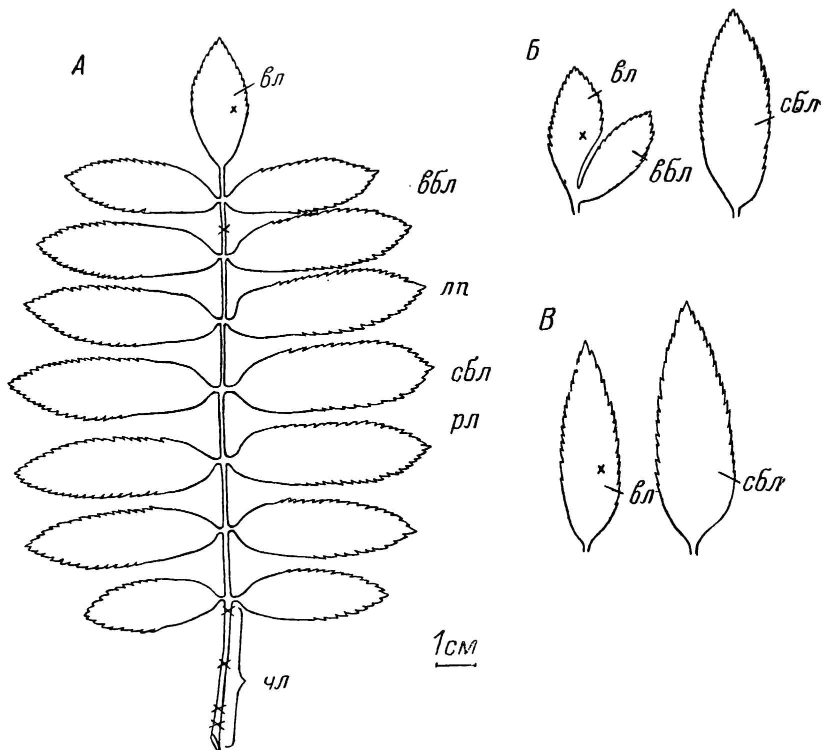


Рис. 1. Морфология листа трех видов рода *Sorbus*.

А — общий вид листа *S. aucuparia*; *Б* — листочки *S. gorodkovii*; *В* — листочки *S. sibirica*. *лп* — листовая пластинка, *рл* — рахис листа, *чл* — черешок листа, *вл* — верхушечный листочек, *вбл* — верхний боковой листочек, *сбл* — средний боковой листочек, *x* — участки листа, из которых приготовлены срезы.

цова, 1979). Верхушечный и боковой листочек мельче, чем у рябины обыкновенной (рис. 1, *Б*). У рябины Городкова верхушечный листочек часто не отделяется от верхних боковых; листья голые.

Листовые пластинки рябины сибирской и рябины обыкновенной имеют одинаковую длину. Но у рябины сибирской площадь листовой пластинки больше, черешок длиннее, поэтому и черешчатость листа выше (табл. 1). Сужение листочка рябины сибирской начинается в его первой трети, наибольшая ширина — в основании листочка (рис. 1, *В*). Верхняя сторона листочков рябины сибирской опушена редкими волосками, нижняя сторона имеет опушение главным образом по средней жилке.

Анатомическое строение пластинки листочка рябины обыкновенной изучал C. Diapulis (1933). Э. Ц. Габриэлян и С. А. Туманян (1973) дали описание строения черешка этого вида в средней и базальной частях.

По нашим данным, у всех трех изучаемых видов лист гипостоматный, устьичный аппарат аномоцитного типа, нижняя эпидерма с сосочками и морщинистой кутикулой. Однако по ряду признаков строения эпидермы эти виды хорошо различаются.

S. aucuparia. Очертания оболочек клеток верхней эпидермы прямолинейно-округлые, нижней — округло-редкоизвилистые (рис. 2, *А*, *а*, *б*); проекция площадей эпидермальных клеток верхней и нижней сторон листа многоугольная и вытянутая. Верхняя эпидерма отличается от нижней крупноклеточностью и отсутствием извилистости оболочек. На нижней эпидерме встречаются сосочки. Кутикула клеток верхней и нижней эпидермы имеет морщины. Устьичный индекс (Ум) [1] довольно высокий. Все цифровые данные по анатомическому строению листа этого и двух других видов приведены в табл. 2.

[1] $\text{Уи} = \frac{\text{унэ}}{\text{кнэ} + \text{унэ}}\ (\%)$,

кнэ — число основных клеток нижней эпидермы на 1 мм²; унэ — число устьиц нижней эпидермы на 1 мм².

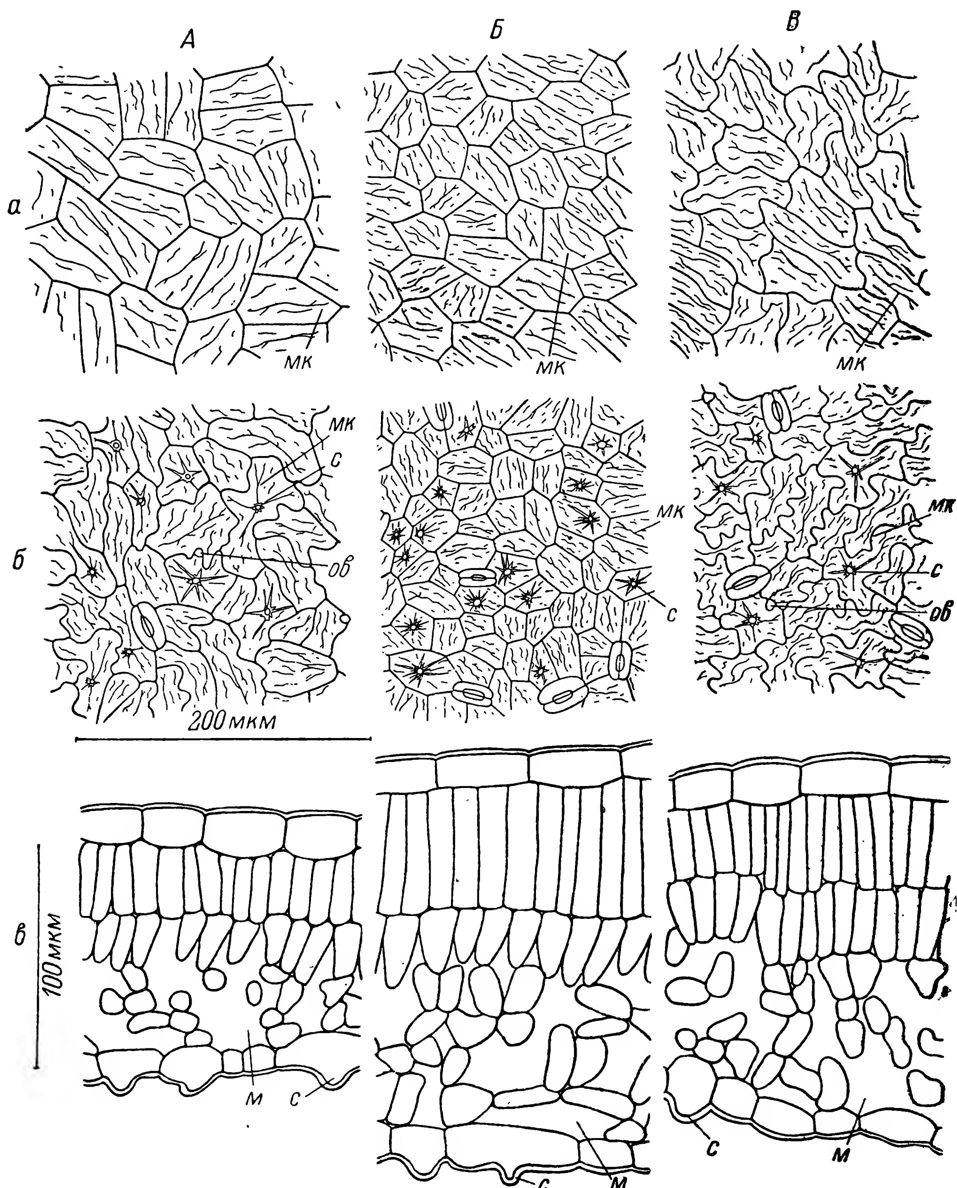


Рис. 2. Анатомия листа трех видов рода *Sorbus*.

А — *S. aucuparia*, *Б* — *S. gorodkovii*, *В* — *S. sibirica*. *а* — верхняя эпидерма, *б* — нижняя эпидерма, *в* — поперечный срез листа, *мк* — морщины кутикулы, *с* — сосочек, *ов* — основание волоска, *м* — межклетник.

S. gorodkovii. Очертания оболочек клеток верхней и нижней эпидермы прямолинейные (рис. 2, *Б*, *а*, *б*); проекция площадей эпидермальных клеток верхней и нижней сторон листа многоугольная. Клетки верхней эпидермы почти в 2 раза крупнее клеток нижней эпидермы. Устьичный индекс несколько выше, чем у рябины обыкновенной и рябины сибирской.

S. sibirica. Очертания оболочек клеток верхней эпидермы округло-извилистые, нижней — извилисто-волнистые (рис. 2, *В*, *а*, *б*); проекция площадей клеток верхней и нижней сторон листа вытянутая. Клетки верхней эпидермы крупнее нижних и отличаются от последних меньшей извилистостью оболочек. На нижней эпидерме редко встречаются сосочки. Устьичный индекс несколько меньше, чем у рябины обыкновенной.

Пластинка верхушечного листочка *S. aucuparia* имеет дорсивентральное строение, умеренной слойности (4—6 слоев), из которых 1—2 слоя занимает

ТАБЛИЦА 2

Сравнение анатомических признаков листа трех видов рода *Sorbus*

Признак	*S. aucuparia* ($M \pm m$)	*S. sibirica* ($M \pm m$)	*S. gorodkovii* ($M \pm m$)
Толщина верхушечного листочка, мкм	132.6±6.65	146.0±4.98	166.4±8.79
Верхняя эпидерма			
высота клетки, мкм	22.9±1.21	25.1±0.97	28.6±2.32
число клеток на 1 мм²	956.0±46.9	980.0±35.5	1125.0±97.5
число устьиц на 1 мм²	115.0±8.5	113.0±11.3	176.0±13.8
Устьичный индекс, %	9.0±0.47	8.4±0.56	9.7±0.87
Мезофилл			
толщина палисадной ткани, мкм	51.5±3.94	41.6±3.75	50.2±7.74
коэффициент палисадности, %	50.9±2.73	40.9±3.06	38.2±2.84
высота клетки, мкм	35.6±2.02	35.0±2.02	35.2±3.05
диаметр клетки, мкм	10.5±0.67	12.2±0.76	9.9±0.60
$\frac{\text{высота клетки}}{\text{диаметр клетки}}$	3.4±0.19	3.0±0.17	3.7±0.53
толщина губчатой ткани, мкм	48.4±2.57	63.6±3.11	74.4±5.84

палисадная ткань и 3 (реже 4) слоя — губчатая. Коэффициент палисадности довольно высокий. Один межклетник губчатой ткани в среднем равен по своему объему 1—2 клеткам этой ткани (рис. 2, *А*, *в*).

Пластинка верхушечного листочка *S. gorodkovii* имеет дорсивентральное строение. Мезофилл 5—8-слойный, из которых 1—2 слоя занимает палисадная ткань и 4—6 — губчатая. Среднее значение коэффициента палисадности (КП)[2] у рябины Городкова ниже, чем у рябины обыкновенной и рябины сибирской (табл. 2). Межклетники губчатой ткани крупнее, один межклетник равен по своему объему 3—4 клеткам этой ткани (рис. 2, *Б*, *в*).

Пластинка верхушечного листочка *S. sibirica* имеет дорсивентральное строение, мезофилл 5—7-слойный, из которых 1—2 слоя занимает палисадная ткань и 4—5 — губчатая. Среднее значение коэффициента палисадности у рябины сибирской меньше, чем у рябины обыкновенной, но больше, чем у рябины Городкова (табл. 2). Один межклетник губчатой ткани равен по своему объему 1—3 клеткам этой ткани (рис. 2, *В*, *в*).

Интересно отметить, что молодой (1 см длиной) лист рябины, находящийся еще в почке, имеет такое же число слоев клеток в мезофилле, как и в зрелом листе. Согласно точке зрения W. Troll (1935), листочки сложного листа рябины развиваются в акропетальном направлении, т. е. снизу вверх. По нашим наблюдениям, развитие листа рябины происходит в базипетальном направлении. Верхушечный листочек закладывается первым, а затем начинается формирование боковых листочков, которые быстро растут и у зрелого листа по размерам превышают верхушечный листочек.

У всех трех видов структура рахиса и черешка по длине изменяется одинаково. Например, у *S. aucuparia* в рахисе под верхней парой листочков имеются один крупный центральный проводящий пучок и 4 мелких боковых (рис. 3, *А*). Наличие боковых (блуждающих, по терминологии Н. А. Анели, 1962) пучков отмечали M. Morvillez (1917), C. Metcalfe, L. Chalk (1950) у представителей семейства розоцветных. Верхняя часть черешка имеет такое же строение (рис. 3, *Б*). Ближе к средней части 2 боковых пучка сливаются с центральным, а 2 других следуют ниже. В нижней части проходят 3 пучка, каждый из периферических разделяется на 2, при этом одна половина сливается с боковым пучком рахиса, а другая — с пучком, идущим от прилистника (рис. 3, *В*, *Г*). В основании черешка имеются 5 пучков, возникших в результате слияния боковых проводящих пучков рахиса и пучков прилистников с проводящими пучками,

[2] $КП = \frac{тпт}{тмл}$,

тпт — толщина палисадной ткани, тмл — толщина мезофилла.

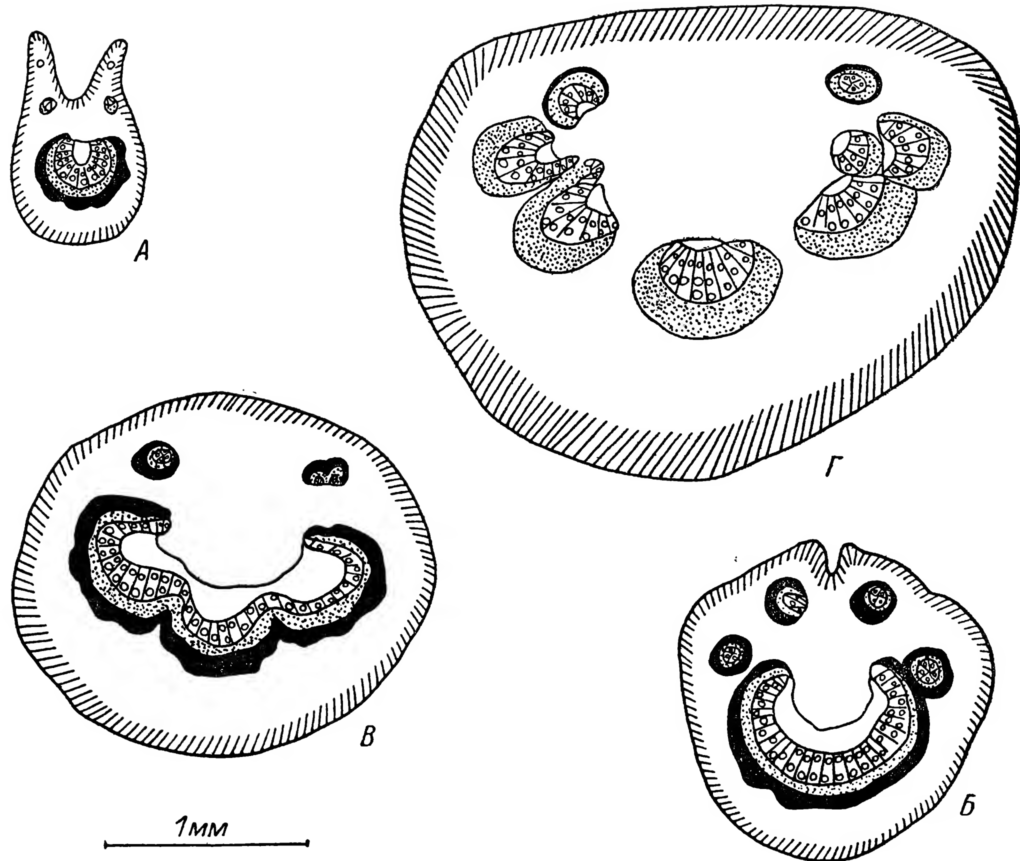


Рис. 3. Схема изменения структуры рахиса и черешка по их длине у *S. aucuparia*.

А — поперечный срез рахиса под первой парой листочков; *Б* — в верхней части черешка; *В*, *Г* — ближе к основанию черешка.

образовавшимися при разъединении центрального пучка. Этот процесс связан со вставочным ростом черешка.

Изучаемые виды рода *Sorbus* различаются по строению черешка в его средней части.

S. aucuparia. Форма черешка на поперечном срезе округлая с узкой неглубокой выемкой на адаксиальной стороне (рис. 4, *А*). Под эпидермой располагаются 4—6 слоев колленхимы. Основная паренхима с адаксиальной стороны состоит из 22—30 рядов тонкостенных клеток, с абаксиальной — из 6—12 рядов; в клетках часто встречаются кристаллы оксалата кальция. Центральный проводящий пучок состоит из 76—105 рядов элементов ксилемы. Над ксилемной частью пучка развито перимедуллярное влагалище, имеющее 7—9 слоев мелких толстостенных клеток. По бокам выемки имеются 2 боковых коллатеральных или концентрических пучка.

S. gorodkovii. Форма черешка округлая с выступом и широкой неглубокой выемкой на адаксиальной стороне (рис. 4, *Б*). Колленхима развита сильнее, чем у рябины обыкновенной, она состоит из 5—8 рядов клеток. Основная паренхима имеет 19—22 ряда клеток с адаксиальной стороны черешка и 10 слоев клеток с абаксиальной стороны. Центральный пучок состоит из 80—110 рядов элементов ксилемы. Перимедуллярное влагалище над ксилемной частью пучка развито слабее, чем у рябины обыкновенной, оно состоит из 5—6 слоев клеток. Группы лубяных волокон выражены сильнее и имеют 8—9 слоев.

S. sibirica. Форма черешка округлая с узкой глубокой выемкой на адаксиальной стороне (рис. 4, *В*). Колленхима сложена 4 слоями клеток. Основная паренхима развита сильнее, чем у двух других видов, с адаксиальной стороны насчитывается 30—35 рядов клеток, с абаксиальной — 10—15. Перимедулляр-

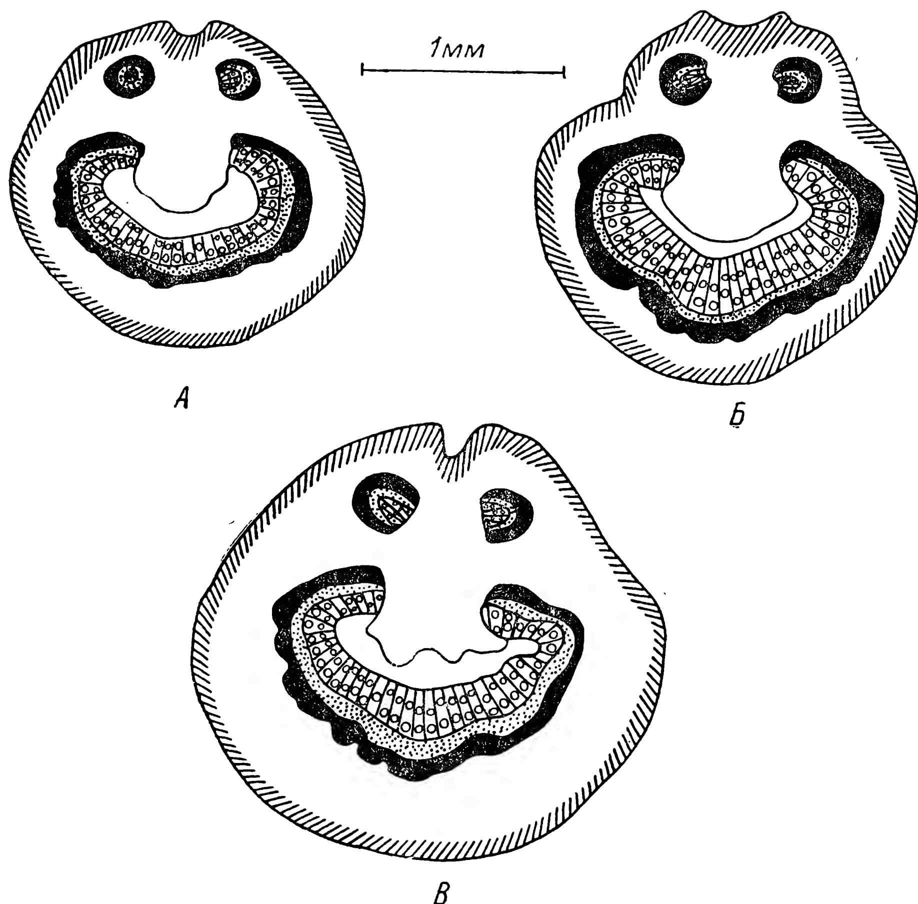


Рис. 4. Схема поперечного среза средней части черешка.
А—В — то же, что на рис. 2.

ное влагалище над ксилемной частью пучка составлено 9 рядами клеток, группы лубяных волокон — 8.

При исследовании листьев близких видов рябины, так же как и при изучении анатомии плода и междоузлия вегетативного побега, мы обращали внимание на целый комплекс признаков, чтобы установить среди них наиболее ценные в систематическом отношении. Из морфологических и анатомических признаков листа самыми константными, на наш взгляд, являются форма листочка и очертания оболочек эпидермальных клеток.

Рябина Городкова по строению листа отличается от двух других видов наиболее четко. Листья ее мельче, кожистые, без опушения, листочки заостренные от середины к верхушке. Этот вид характеризуется прямолинейными оболочками клеток эпидермы, большим числом устьиц и сосочков на нижней эпидерме, большей толщиной листочка, формой поперечного сечения черешка с выступом в его адаксиальной части, более сильным развитием в нем проводящих тканей по сравнению с паренхимными. Признаки строения пластинки листочка рябины Городкова свидетельствуют о некоторой его ксероморфности, связанной с ускорением роста листа в суровых условиях Кольского Севера.

Листья рябины обыкновенной и рябины сибирской имеют мезоморфное строение. У этих видов размеры листа и форма поперечного сечения черешка одинаковые, опушение листочков варьирует, однако у первого вида сужение начинается у верхушки листочка, у второго — от основания. У рябины сибирской по сравнению с рябиной обыкновенной толще пластинка листочка, что обусловливается бо́льшим числом слоев губчатой ткани, сильнее выражена извилистость оболочек эпидермальных клеток. Эта особенность строения листа сохраняется

и у растений рябины сибирской, выращенных в условиях культуры — в Отрадном.

Проведенная работа позволяет присоединиться к мнению тех систематиков, которые считают 3 близких вида рябины самостоятельными.

S. gorodkovii занимает обособленное положение по отношению к двум другим видам по признакам строения плода, междоузлия вегетативного побега и листа. *S. sibirica* обнаруживает сходство с *S. aucuparia* в строении листа, однако наблюдаются значительные различия по строению плода и междоузлия однолетнего и трехлетнего побегов.

Я искренне благодарна В. К. Василевской и Н. И. Орловой за помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Анели Н. А. (1962). Анатомия проводящей системы побега и систематика растений. Автореф. докт. дис. Тбилиси. — Васильев Б. Р., Гольцова Н. И. (1979). Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera*. Строение метамера и изменчивость его признаков у закончившего рост побега. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1, 3. — Габриэлян Э. Ц., Туманян С. А. (1973). Анатомическое исследование узлов и черешков рода *Sorbus* L. Биол. журн. Армении, 26, 1. — Кобелева Т. П. (1976). Сем. *Rosaceae* Juss. — Розоцветные. В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР, 3. Л., Наука. — Комаров В. Л. (1939). Флора СССР, 9. М.; Л., Изд. АН СССР. — Крылов П. Н. (1933). Флора Западной Сибири, 7. Томск, Красное знамя. — Орлова Н. И. (1959). Род *Sorbus*. В кн.: Флора Мурманской области, 4. М.; Л., Наука. — Перфильев И. А. (1936). Флора Северного края, 2—3. Архангельск, Севкрайгиз. — Сальникова Л. И. (1980а). Сравнительная анатомия перикарпия и спермодермы *Sorbus aucuparia* L., *S. gorodkovii* Pojark. и *S. sibirica* Hedl. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1, 3. — Сальникова Л. И. (1980б). Сравнительная анатомия побегов *Sorbus aucuparia*, *S. gorodkovii* и *S. sibirica* (*Rosaceae*). Бот. ж., 65, 11. — Diapulis C. (1933). Beiträge zur Kenntnis der orientalischen Pomaceen (*Pyrus*, *Sorbus*, *Crataegus*). Repert. spec. nov. regn. veget., 34. — Hedlund T. (1901). Monographie der Gattung *Sorbus*. Stockholm. — Merrill E. K. (1978). Comparison of mature leaf architecture of three types in *Sorbus* L. (*Rosaceae*). Bot. Gaz., 139, 4. — Metcalfe C., Chalk L. (1950). Anatomy of the Dicotyledons. 1. Oxford. — Morvillez M. (1917). La trace foliaire des Rosacées. Compt. Rend. Akad. Sci., 165, 18. — Troll W. (1935). Vergleichende Morphologie der Fiederblätter. Abhandl. Akad. der Naturf., N. F., 2, 4.

Ленинградский государственный университет.

Получено 3 X 1980

УДК 581.84 : 581.35 (582.577.2)

М. М. Лодкина

СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ АНДРОЦЕЯ У ДВУХ ВИДОВ *РОДА CHROZOPHORA (EUPHORBIACEAE)*

M. M. LODKINA. STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF ANDROECIUM IN TWO SPECIES OF *CHROZOPHORA* (*EUPHORBIACEAE*)

Исследование строения цветков *Chrozophora gracilis* и *Ch. hierosolymitana* показало, что в процессе развития андроцея вопреки существующему представлению никаких срастаний не происходит. Выявлены интеркалярное разрастание и вытягивание ткани под основанием тычинок первого и второго кругов, что создает видимость образования тычиночной колонки путем срастания нижних частей тычиночных нитей. Описано развитие пыльцевого мешка исследованных видов.

Изучение разного рода срастаний органов в цветке, а также исследование процессов, приводящих к формированию сложных структур, легко принимаемых за результат срастаний, ветвлений и расщеплений, занимают в настоящее время важное место среди актуальных проблем морфологии. Мужские цветки представителей рода *Chrozophora* Adr. Juss. привлекли наше внимание в связи с проводящимися нами исследованиями андроцея *Ricinus communis* L., отличающегося большой сложностью и уникальностью строения, и существующей в ли-

тературе противоречивостью интерпретаций строения тычинок клещевины. В процессе исследования выяснилось, что продолжать его изолированно, без сопоставления с другими структурными вариациями андроцея в пределах сем. *Euphorbiaceae* Juss. мало целесообразно. Род *Chrozophora* принадлежит к близкой по отношению к роду *Ricinus* L. трибе *Crotoneae* Pax. подтрибе *Chrozophorineae* Pax. Андроцей у этого рода устроен проще, чем у *Ricinus*. В надежде на то, что изучение развития андроцея представителей рода *Chrozophora* поможет истолкованию природы и строения андроцея *Ricinus*, и было предпринято настоящее исследование.

Chrozophora gracilis Fisch. et Mey. ex Ledeb. и *Ch. hierosolymitana* Spreng. — небольшие травянистые растения с довольно сильно ветвящимся стеблем. Это растения сухих и жарких мест обитания. Их листья и околоцветник сильно опушены. Растения продолжают вегетировать, цвести и плодоносить в жаркие периоды лета. Они однодомны, но имеют раздельнополые цветки.

Материал был собран в окрестностях г. Ашхабада. Молодые бутоны фиксировали в смеси FAA. Препараты приготовляли по общепринятой методике, окрашивали их гематоксилином по Гайденгайну и альциановым синим.

По имеющимся в литературе данным, цветки рода *Chrozophora* имеют 5 чашелистиков, 5 лепестков, а в мужских цветках андроцей представлен 4—11 тычинками с тычиночными нитями, сросшимися до $^1/_3$—$^1/_2$ своей длины и образующими тычиночную колонку. Совокупность тычинок имеет вид одной ветвистой тычинки (рис. 1, *1*). В женском цветке завязь трехгнездная с одной семяпочкой в каждом гнезде (Пояркова, 1949, 1950; Engler, Prantl, 1897). Аналогичное строение андроцея у некоторых других представителей сем. *Euphorbiaceae* также трактуется как результат срастания или объединения тычиночных нитей: у *Mercurialis ambigua* L. (Durand, 1957), у двух видов рода *Ricinocarpus*, у *Breynia oleofolia* (Engler, Prantl, 1897).

Исследование ранних стадий развития мужского цветка *Ch. gracilis* показало, что первыми закладываются чашелистики. Появлению примордиев предшествуют периклинальные деления во втором слое. Вслед за ними таким же путем закладываются 5 лепестков и отдельные тычинки. Последующий рост происходит обычным способом — путем верхушечного роста, что важно отметить, так как это отличает исследованные виды от *R. communis*. Примордии тычинок в числе 5 (реже 6—7) возникают раздельно и образуют один тесный круг. На их образование расходуется почти вся меристема, и в центре остается лишь небольшая ее часть. Благодаря маргинальному росту зачатка тычинки, за исключением нижней его части, происходит разделение примордия на пыльник и тычиночную нить. Несмотря на тесное расположение зачатков тычинок, они не только не смыкаются друг с другом, но, напротив, отклоняются кнаружи. Когда в пыльцевых мешках уже имеются материнские клетки микроспор, начинается интеркалярный рост ткани под тычинками, в результате которого основания тычинок выносятся вверх, что создает видимость срастания тычиночных нитей, хотя последние еще не начали расти. Этому обманчивому впечатлению способствует также неравномерное разрастание в ширину вытягивающейся части, что проявляется в ее ребристости. На поперечном срезе этой части у *Ch. hierosolymitana* невозможно обнаружить никаких следов постгенитального срастания (рис. 1, *2*). На рис. 1, *3—6* показано, что многие клетки под основанием тычиночных нитей претерпевают ряд делений в плоскости, перпендикулярной оси цветка. Такие «генетические ряды», или клеточные комплексы, служат точным индикатором локализации интеркалярного роста (Лодкина, 1966). В женском цветке примерно того же возраста подобных сериальных делений не происходит и не образуются клеточные комплексы. Прокамбиальные тяжи, а затем и проводящие пучки тычинок в мужском цветке не объединяются между собой. Они лишь сближаются, а затем снова расходятся к периферии и в более глубокой части цветочной оси причленяются к пучкам лепестков. По мере растяжения пучки сближаются на все большем протяжении.

У *Ch. gracilis* образуется 5—7 тычинок, расположенных в один круг. Однако у *Ch. hierosolymitana* наблюдались случаи, когда в центре закладывались еще 1—3 тычинки второго круга. Эти тычинки возникают еще ближе друг к другу, но тем не менее срастание их тычиночных нитей не происходит. Интеркалярный

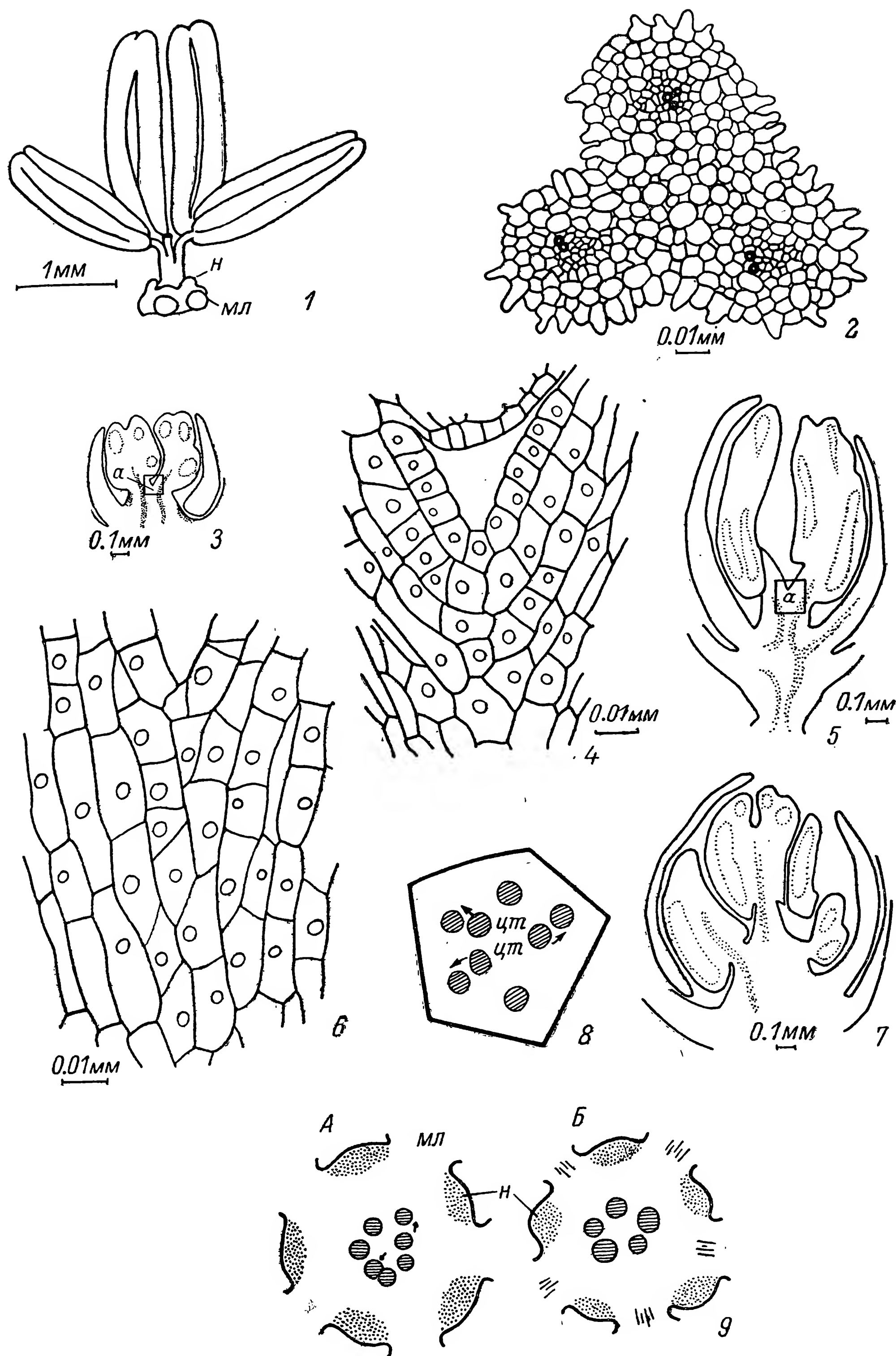


Рис. 1. Строение андроцея и тычинки у *Chrozophora gracilis* (*1*, *3—6*) и *Ch. hierosolymitana* (*2*, *7*, *8*; *9*, *А*, *Б*).

1 — андроцей взрослого мужского цветка; одна тычинка удалена, две отогнуты, околоцветник удален; *2* — поперечный срез мужского цветка через вытянутую часть под тремя центральными тычинками; *3* — продольный срез через две соседние тычинки мужского цветка; *4* — деталь участка *а* на рис. 1, *3*; *5* — продольный срез через две соседние тычинки молодого мужского цветка на более поздней стадии; *6* — деталь участка *а* на рис. 1, *5*; *7* — молодой мужской цветок с зачатками тычинок первого и второго кругов; *8*, *9*, *А*, *Б* — схемы прохождения пучков тычинок в цветоложе мужского цветка (объяснение в тексте); *а* — участок, показанный отдельно с бо́льшим увеличением, *н* — нектарник, *мл* — место прикрепления лепестка, *цт* — прово чщий пучок центральной тычинки (*стрелками* указано направление смещения пучков).

рост начинается прежде под тычинками внутреннего, а затем наружного круга (рис. 1, *7*), т. е. этот процесс распространяется базипетально. Наблюдались случаи, когда тычинки внутреннего круга не образовывались или имели вид бесформенных маленьких образований, но тем не менее вытягивание ткани под ними происходило.

Проводящие пучки наружных тычинок перед вхождением в стелу долго сохраняют свою обособленность. Пучки внутренних тычинок объединяются с пучками ближайших к ним тычинок наружного круга и таким образом встраиваются в наружный круг. Проводящий пучок каждой из «лишних» (сверх 5) тычинок наружного круга также до вхождения в стелу объединяется с проводящим пучком одной из ближайших тычинок того же круга (рис. 1, *8*, *9*, *А*, *Б*). В лепесток входит один пучок, который сразу же разветвляется, образуя 3 жилки.

Выше было отмечено, что лепестки закладываются раньше тычинок. Однако их развитие вскоре приостанавливается, поэтому тычинки временно превышают их в размере. Когда в пыльцевых мешках появляются микроспороциты, между тычиночными нитями и лепестками, между основаниями лепестков и под ними образуется нектарник. В женских цветках у основания завязи также образуется нектарник, но менее развитый. Чашелистики и лепестки имеют многочисленные звездчатые волоски и железки. Вблизи основания мужского цветка цветоножка образует перетяжку (сочленение) (рис. 1, *5*); такие перетяжки, названные J. Velenovsky (1910) перикладиями, весьма характерны для сем. *Euphorbiaceae*.

Исследованный материал позволил проследить развитие пыльников. Зачаток пыльника на поперечном сечении имеет овальную форму. Меристематическое состояние его краев и следы проходивших клеточных делений свидетельствуют о маргинальном росте примордия на этой стадии развития. Несколько позднее начинается расчленение маргинальной меристематической зоны прослойкой дифференцирующейся ткани на два участка — будущие пыльцевые мешки одной теки. В середине образуется прокамбиальный тяж.

На рис. 2 показаны разрастание одной из лопастей зачатка пыльника и переход к закрытому росту. Вокруг центральных материнских клеток прошла серия периклинальных делений. На рис. 3 можно видеть, что с внешней стороны зачатка пыльцевого мешка в клетках внутреннего из образовавшихся слоев (будущего тапетума) периклинальные деления больше не происходят. В наружном слое начинается новая волна периклинальных делений, производные которых в дальнейшем будут дифференцироваться как эндотеций и средний слой. Таким образом, наружная часть стенки пыльцевого мешка развивается в центробежной последовательности и соответствует основному типу (или типу двудольных, по G. Davis, 1966). Средний слой один. Тапетум наружной стенки пыльцевого мешка париетального происхождения. Клетки наружного и внутреннего тапетума двуядерные, одинаковой структуры. Плацентоида нет. Эндотеций образует фиброзные утолщения. Пыльники вскрываются продольной щелью. Пыльца высевается в трехъядерном состоянии.

Пыльцевые зерна характеризуются следующими признаками: они шестибороздно-оровые, с экватора сплющенно-эллиптические, а с полюса шестиугольно-округлые, скульптура мелкосетчатая, столбики узкие, длинные, редкостоящие, цилиндрические.

Таким образом, исследование развития андроцея *Chrozophora gracilis* и *Ch. hierosolymitana* показало, что у *Ch. gracilis* он состоит из 5—7 свободных тычинок, расположенных в один круг, а у *Ch. hierosolymitana* в центре имеются еще 1—3 тычинки второго круга. Следует отметить, что раздельное заложение тычинок у *Ch. tinctoria* (=*Ch. hierosolymitana*) показал J.-B. Payer (1857). Затем происходит интеркалярный рост ткани под примордиями тычинок, что создает видимость срастания оснований тычиночных нитей или видимость одной ветвистой тычинки. У тычинок внутреннего круга (если он имеется) наряду с таким же вытягиванием ткани под основанием тычинок не происходит объединения нижних частей тычиночных нитей, хотя закладываются тычинки более сближенно. Таким образом, андроцей этих видов нельзя описывать как состоящий из ты-

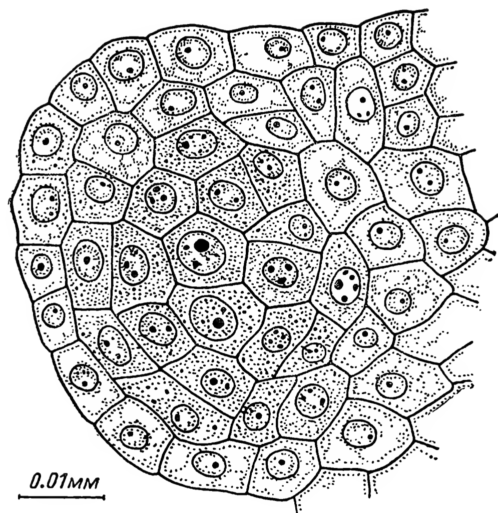


Рис. 2. Начало развития пыльцевого мешка *Chrozophora gracilis.*

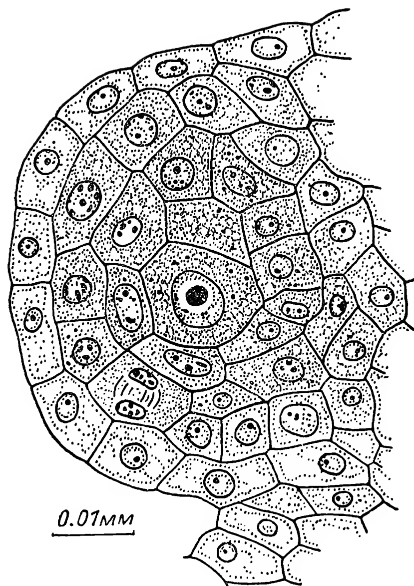


Рис. 3. Развивающийся пыльцевой мешок *Chrozophora gracilis* (центробежная последовательность образования слоев наружной части стенки).

чинок с тычиночными нитями, образующими путем срастания «колонку»; эта колонка по существу является андрофором.

Иногда высказывается мнение, что тычиночная колонка образуется путем конгенитального срастания. Для рода *Chrozophora* такая возможность исключается по следующим причинам: отсутствуют изменения в прохождении проводящих пучков тычинок и соответствующие тератологические данные, а также случаи конгенитального срастания в цветках других представителей сем. *Euphorbiaceae*. Кроме того, конгенитальное срастание тычиночных нитей без такого же срастания пыльников не может быть в принципе, так как тычиночные нити не закладываются самостоятельно, а представляют собой интеркалярное разрастание нижней части примордия тычинки.

Интересен факт, что число тычинок во внутреннем круге у *Ch. hierosolymitana* не превышет 3. Эти тычинки закладываются в центральной части апекса, там, где в женских цветках находится гинецей, состоящий из трех плодолистиков. Вполне возможно, что при детерминации пола в будущем мужском цветке вступает в действие механизм репрессирования развития плодолистиков, но при этом у *Ch. hierosolymitana* недостаточно прочно репрессирована органообразующая активность меристемы в центре цветка. Поскольку в мужских цветках активно протекают процессы, стимулирующие развитие примордиев в сторону формирования тычинок, эти центральные «плодолистиковые» примордии детерминируются именно как тычинки. Судя по тому, что у *Ch. gracilis* образование тычинок в центре цветка не встречалось, можно думать, что заложение примордиев плодолистков у этого вида репрессировано полностью. В обоих исследованных видах не отмечено развития тычинок в женских цветках.

Четырехгнездность пыльников и отсутствие выростов связника отличают виды рода *Chrozophora* от *Ricinus communis*, имеющего, как считается, двугнездные пыльники и характерный вырост связника (Pijl, 1952).

Значение обнаруженного явления интеркалярного разрастания ткани под двумя кругами тычинок не ограничивается установлением отсутствия процесса срастания в двух частных случаях. Оно, по-видимому, выявляет имеющуюся в сем. *Euphorbiaceae* общую тенденцию к такого рода разрастаниям, что может оказаться ключом к пониманию во многом еще спорного строения цветка в этом семействе .

ЛИТЕРАТУРА

Лодкина М. М. (1966). Развитие зародыша бересклета европейского *Euonymus europaea* L. в период стратификации семян. Бот. ж., 51, 5. — Пояркова А. И. (1949). Семейство *Euphorbiaceae*. В кн.: Флора СССР, 14. Л., Изд. АН СССР. — Пояркова А. И. (1950). Сем. *Euphorbiaceae*. В кн.: Флора Туркмении, 5. Ашхабад, Изд. ТФАН СССР. — Davis G. L. (1966). Systematic embryology of angiosperms. N. Y.—London—Sydney. — Durand B. (1957). L'organisation de l'androcée de *Mercurialis*. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, 224, 5. — Engler A., Prantl K. (1897). Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3, 5. — Nair N. C., Abraham V. (1897). Floral morphology of a few species of *Euphorbiaceae*. Proc. Ind. Acad. Sci., 56, B, 1—2. — Payer J.-B. (1857). Traité d'organogenie comparée de la fleur. Paris. — Pijl L., van der (1952). The stamens of *Ricinus*. Phytomorphology, 2, 2—3. — Velenovsky J. (1910). Vergleichende Morphologie der Pflanzen, 3. Prag.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 VIII 1981.

УДК 581.116 : 581.11 (571.63)

В. Д. Чернышев, А. С. Коляда

ИНТЕНСИВНОСТЬ ТРАНСПИРАЦИИ И СОДЕРЖАНИЕ ВОДЫ В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ В ГОРАХ СИХОТЭ-АЛИНЯ

V. D. CHERNYSHOV, A. S. KOLJADA. TRANSPIRATION RATE AND WATER CONTENT IN THE LEAVES OF SOME PLANT SPECIES FROM SYCHOTE-ALIN MTS.

Изучали экологические особенности некоторых видов растений в различных поясах горы Облачной (Сихотэ-Алинь). При измерении транспирации установлены факты поглощения паров воды хвоей, особенно *Abies nephrolepis*. Показано, что приспособления растений к суровым условиям высокогорья связаны с изменением габитуса растений, уменьшением транспирации и содержания воды в побегах.

Интенсивность транспирации и содержание воды в фотосинтезирующих органах не только обнаруживают видовую специфику, но в значительной степени определяют адаптивность и продукционные возможности растений. Особенно важно изучение показателей водного режима растений, живущих в своеобразных условиях высокогорий, поскольку горная растительность принимает активное участие в накоплении влаги и формировании ее стока.

С целью изучения экологии некоторых видов растений нами в 1979 г. была осуществлена ботаническая экспедиция на гору Облачную — самую высокую точку Сихотэ-Алиня на территории Приморского края. Гору неоднократно посещали многие известные биологи: П. Д. Ярошенко, А. И. Куренцов, Д. П. Воробьев и др. Сведения о растительности горы Облачной имеются в статье В. М. Пономаренко (1960).

В целом на горе Облачной можно выделить ряд вертикальных поясов: широколиственно-хвойные леса, пояс ельников, ельники с каменноберезниками, каменноберезники, пояс кедрового стланика и гольцовый пояс. В нижней и средней зонах горы Облачной растут сложные широколиственно-хвойные леса с преобладанием ели аянской *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. В сложении этих древостоев принимают участие кедр корейский *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. и лиственные породы. Часто встречаются ценные лекарственные растения: родиола розовая *Rhodiola rosea* L., бадан тихоокеанский *Bergenia pacifica* Kom., заманиха высокая *Echinopanax elatus* Nakai и др.

Материал и методика

Были выбраны три пункта проведения исследования: 500 м — подножие горы, где встречаются *Picea ajanensis* и *P. koraiensis*, 900 м — на границе температурной инверсии — и 1856 м над ур. м. — вершина горы с карликовыми

формами древесных видов и типичной тундровой растительностью. Благодаря температурной инверсии широколиственно-хвойные леса местами поднимаются до 1000 м над ур. м. Летом в таких условиях признаки высокогорья обнаруживаются с трудом.

Объекты исследования — 25—30-летние древесные растения сем. *Pinaceae* и покрытосемянные: береза каменная *Betula lanata* (Regel) V. Vassil., клен желтый *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey. в возрасте 15—20 лет и высотой около 1.5 м. Во всех случаях работали с побегами из верхней, равномерно освещенной части кроны. На вершине горы транспирацию измеряли у типичных для этого участка видов: кедрового стланика *Pinus pumila* Regel и арктоуса альпийского *Arctous alpina* L. Niedenzu.

Транспирацию определяли методом быстрого взвешивания на торзионных весах ВТ-1000. Измерения проводили в течение трех суток шестикратно с 9 до 19 ч на высотах 500 и 900 м над ур. м. Вследствие технических трудностей на вершине горы измерения проводили в течение только одного дня восьмикратно с 12 до 15 ч. Одновременно измеряли температуру и влажность воздуха психрометром, суммарную солнечную радиацию — с помощью пиранометра Янишевского и оценивали ветровой режим. Содержание воды в листьях определяли термовесовым способом.

Результаты исследования и обсуждение

Наиболее интересным явлением, с которым мы встретились на горе Облачной, была адсорбция (и, вероятно, абсорбция) парообразной влаги хвоей голосемянных растений. Практически при измерении транспирации второй вес хвои часто оказывался значительно больше первого за счет ее увлажнения. Этот феномен при измерении транспирации хвойных в Южном Приморье (Уссурийский заповедник) мы наблюдали очень редко, поэтому не придавали ему большого значения. По-видимому, особые климатические условия горы Облачной, характеризующиеся более значительной разницей водных потенциалов хвои и воздуха, чем в южной части Приморья, способствуют восприятию покровными тканями побегов атмосферной влаги. Примечательно, что именно *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. выделяется в этом отношении. В опыте с искусственным обезвоживанием деревьев (Калиниченко, 1973) это растение оставалось самым приспособленным к недостатку почвенной влаги по сравнению с другими хвойными видами.

Поглощение атмосферной влаги было также довольно обычным у *Picea koraiensis* Nakai, реже отмечалось у *P. ajanensis* и очень редко у *Pinus koraiensis*. Во время измерения транспирации у *Abies nephrolepis* и *Picea koraiensis* поглощение хвоей влаги часто преобладало над выделением (табл. 1). На высотах 500 и 900 м над ур. м. климатические условия за счет проявления температурной инверсии различаются слабо. Однако в конкретные дни измерений они оказались существенно различными: теплее и суше было на высоте 500 м над ур. м. В то же время большие различия в интенсивности транспирации у растений одного вида на разных высотах обнаружены не были, по-видимому, выравнивание произошло за счет более интенсивного движения воздуха на высоте 900 м над ур. м. Видовые особенности транспирации были заметными. Максимальная ее интенсивность наблюдалась у *Acer ukurunduense*, а из хвойных — у *Pinus koraiensis*. У последнего транспирация оказалась наиболее ровной. Ранее подобные закономерности были выявлены Е. П. Калиниченко (1968) и нами в широколиственно-хвойных лесах Уссурийского заповедника.

Нельзя не заметить низкую транспирацию у *Picea koraiensis* по сравнению с *P. ajanensis*. Первая выше 550 м над ур. м. в условиях горы Облачной не поднимается, характеризуется большей скоростью роста и более округлой хвоей, чем второе растение. Возможно, влага на рост и развитие расходуется более продуктивно у *P. koraiensis*, чем у *P. ajanensis*.

Среди растений на вершине горы Облачной наиболее интенсивной транспирация оказалась у *Arctous alpina* (табл. 2). Это растение имеет большой запас воды в подземных органах, достигающих нескольких метров. Довольно значительной была транспирация у *Betula lanata*, а наименьшей — у *Picea ajanensis*.

ТАБЛИЦА 1

Интенсивность транспирации (г воды на 1 г сыр. веса в час) некоторых видов растений на горе Облачной

Дата измерения	Вид	Высота над ур. м., м	Время измерения, часы суток						Средние величины за период измерения			
			9	11	13	15	17	19	транспирация	температура воздуха, °C	влажность воздуха, %	суммарная радиация, кал/см²·мин
26 VII 1979	*Picea ajanensis*	900	0.08	—0.04	0.16	0.21	0.10	—0.18	0.06		94	
	Abies nephrolepis		—0.38	0	0.26	0.13	0.25	0	0.04	16.6		0.14
	Pinus koraiensis		0.32	0.19	0.09	0.09	—0.06	0.09	0.12			
	Acer ukurunduense		0.70	0.56	0.01	0.21	0.15	0.43	0.34			
31 VII 1979	*Picea ajanensis*	500	—0.11	0.13	0.28	0.56	0.11	0.04	0.17			
	Abies nephrolepis		—0.14	0	—0.06	—0.17	—0.09	0	—0.08			
	Pinus koraiensis		0.09	0.36	0.22	0.07	0.09	0.05	0.15	26.0	54	0.48
	Acer ukurunduense		0.16	0.26	0.35	0.18	0.67	0.07	0.28			
1 VIII 1979	*Picea koraiensis*		—0.12	—0.42	0.01	0.07	0.20	0.07	—0.03			
	Abies nephrolepis		—0.05	—0.06	—0.12	0.12	—0.03	0	—0.02	23.2	68	0.26
	Pinus koraiensis		0.09	0	0.25	0.12	—0.23	0.09	0.05			

Транспирация у *Pinus pumila* несколько выше; изменения величины транспирации у этого растения были наименьшими.

Чтобы проследить изменение интенсивности транспирации у растения одного вида на различных высотах над уровнем моря, мы вычисляли ее среднюю величину у *Picea ajanensis* за период с 12 до 15 ч (на вершине горы она была измерена только в это время дня). Получены следующие данные: интенсивность транспирации у растений на высоте 500 м над ур. м. составила 0.36, 900 м — 0.16, 1860 м — 0.14 г/г сыр. веса в час. Эти результаты не противоречат общим представлениям о снижении транспирации с увеличением высоты над уровнем моря. Число устьиц на 1 мм² площади хвои *Picea ajanensis* с увеличением высоты над уровнем моря почти не менялось: на высоте 500 м — 57±2.7, 900 м — 55±2.9, 1860 м — 51±1.6, поэтому снижение интенсивности транспирации можно объяснить изменением окружающих условий. При этом мы обращаем внимание на преобладание пасмурной погоды на вершине горы, где часто держится «молочный» туман, представляющий собой по существу облачные скопления. В таких условиях даже повышенная суммарная солнечная радиация заметно не усиливает транспирации. Наблюдаются случаи резкого возрастания интенсивности транспирации, но такие погодные ситуации сравнительно редки. Именно поэтому нам не удалось получить данные по транспирации у изучаемых растений при одинаковой погоде.

Суровые условия существования *Picea ajanensis* на вершине горы Облачной четко отразились на размерах хвои: на высоте 500 м над ур. м. длина хвои была 17.4±1.7, а на вершине — только 10.2±1.5 мм.

Содержание воды в листьях является показателем водообеспеченности растений, а иногда (хотя и косвенно) может быть связано с приобретением побегом отдельных признаков ксероморфности (укорачивание хвои, усиление воскообразования и пр.). Данные о содержании воды в хвое растений из разных местообитаний представлены в табл. 3. Минимальное количество влаги содержалось в хвое второго года (второй вегетации) *Picea ajanensis* и *Abies nephrolepis*, растущих на вершине горы. Мы считаем, что уменьшение содержа-

ТАБЛИЦА 2

Интенсивность транспирации (г воды на 1 г сыр. веса в ч) типичных растений на вершине горы Облачной 29 VIII 1979 в условиях переменной облачности с преобладанием прямого солнечного освещения (в среднем 0.7 кал/см²·мин)

Вид	Время измерения								Средние величины за период измерения		
	12.00—12.25	12.30—12.45	12.50—13.05	13.10—13.25	13.30—14.00	14.05—14.20	14.25—14.45	14.50—15.10	транспирация	температура, °С	влажность воздуха, %
Picea ajanensis	—0.54	0.18	0.26	0.10	0.10	0.45	0.37	0.18	0.14	21.0	67
Pinus pumila	0.18	0	0.14	0.10	0.46	0.28	0.16	0.34	0.20		
Betula lanata	1.35	0.08	0.25	0.39	0.66	0.48	0.19	0.65	0.50		
Arctous alpina	1.31	0.38	0.19	0.53	0.59	0.53	0.50	1.54	0.69		

ния воды в хвое является следствием затруднения в снабжении надземных органов растения водой в условиях медленного оттаивания и прогревания почвы весной и в начале лета. В это время, по нашим данным, исследованиям Калиниченко (1968, 1973) в Приморье и Ю. Е. Новицкой (1971) в Карелии, хвоя голосемянных содержит наименьшее количество воды. Это прежде всего относится к перезимовавшей хвое второго года. По-видимому, недостаток воды в почве на склонах горы Облачной наблюдается и в более позднее время вегетации.

Интересно совпадение (табл. 3) содержания воды в хвое у *Picea koraiensis* и *Abies nephrolepis*. Как мы уже упоминали, у этих растений часто происходило

ТАБЛИЦА 3

Содержание воды (проценты) в хвое первого и второго года голосемянных, растущих на различных высотных уровнях на горе Облачной (1 VIII 1979)

Высота над уровнем моря, м	*Picea ajanensis*		*Picea koraiensis*		*Abies nephrolepis*	
	1 год	2 года	1 год	2 года	1 год	2 года
500	64.0±0.1	60.8±0.3	62.0±0.3	54.0±0.2	62.6±0.2	54.1±0.2
900	67.0±0.2	62.1±0.2	—	—	65.0±0.3	57.3±0.1
1860	66.8±0.2	50.7±0.4	—	—	57.4±0.1	52.9±0.2

Примечание. Образцы хвои *Abies nephrolepis* взяты на высоте 1350 м над ур. м., где растения соседствуют с каменистыми осыпями, вклинивающимися в пихтово-еловый лес.

поглощение влаги вместо нормальной транспирации. По-видимому, разные виды растений могут иметь сходные признаки адаптации к недостатку влаги (о температурном факторе говорить не приходится, так как *P. koraiensis* выше 550 м над ур. м. в районе исследований не поднимается).

Самой широкой экологической пластичностью среди названных растений обладает *P. ajanensis*, которая растет и в долине, и на вершине горы Облачной. Вероятно, это растение, имеющее самый вытянутый в широтном направлении ареал по сравнению с другими хвойными видами, обладает повышенной способностью к выравниванию «корне-листового несоответствия» (Казарян, 1969) или, по нашей терминологии, «к сокращению градиента обмена веществами и энергией в системе растение—среда» (Чернышев, 1974).

«Корне-листовое несоответствие» проявляется у хвойных видов, особенно у *P. ajanensis*, в неблагоприятные периоды вегетации, когда подача воды из почвы в надземные органы затруднена. Это происходит либо на медленно оттаивающих почвах в северной части ареалов, либо на маловлагоемких каменистых почвах в Южном Приморье. В таких условиях у хвойных усиливается интенсивность выделения воска на эпидерме хвои, чем сокращается расход

влаги через транспирацию. Последнее происходит в результате ослабления нагрева хвои из-за увеличения спектрального отражения света восковыми структурами на эпидермальных клетках и в устьичных порах хвои (Чернышев, 1973а, б, 1974). В условиях горы Облачной у *Picea ajanensis* произошло уменьшение габитуса (сокращение размеров хвои и общая карликовость) под влиянием холода и воздействия ветра в условиях высокогорья. Усиление же образования воска на хвое наиболее заметным было у *Abies nephrolepis* в верхней части горы Облачной, где у этого растения уменьшение габитуса выражено слабее, чем у *Picea ajanensis*.

Таким образом, изменение структуры вегетативных органов и сокращение транспирации способствуют приспособлению изучаемых растений к трудным условиям вегетации.

Наши результаты по измерению транспирации указывают на возможность адсорбции и абсорбции атмосферной влаги на побегах растений. Это явление заслуживает специальных исследований.

В заключение отмечаем важность сохранения растительности района исследования, играющей важную водоохранную роль.

ЛИТЕРАТУРА

Казарян В. О. (1969). Старение высших растений. М., Наука. — Калиниченко Е. П. (1968). Некоторые изменения водного режима хвойных пород южного Приморья при искусственном иссушении почвы. Тр. Института экологии растений и животных, 62, 133. — Калиниченко Е. П. (1973). Изменения показателей водообмена и адаптационные признаки хвойных пород в условиях различного влагоснабжения почвы. Тр. Биол.-почв. инст. ДВНЦ АН СССР, 16 (119), 32. — Новицкая Ю. Е. (1971). Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера. Л., Наука. — Пономаренко В. М. (1960). Верхняя граница леса на горе Облачной в южном Сихотэ-Алине. Сообщ. ДВФ СО АН СССР, 13. Владивосток. — Чернышев В. Д. (1973а). О природе голубизны хвои ели аянской. В кн.: Физиология и экология древесных растений Приморья. Тр. ДВНЦ АН СССР, 16 (119). — Чернышев В. Д. (1973б). О спектральном диффузном отражении света хвоей древесных видов Дальнего Востока. Физиол. раст., 20.2. — Чернышев В. Д. (1974). Пути физиолого-энергетических адаптаций хвойных в экстремальных условиях. В кн.: Биологические проблемы Севера, VI симп. 5. Якутск, Изд. Якут. фил. СО АН СССР.

Уссурийский государственный педагогический институт.

Получено 24 XII 1980.

УДК 0014 : 576.312.32/.38

Н. Д. Агапова, В. Г. Гриф

О ХРОМОСОМНОЙ ТЕРМИНОЛОГИИ

N. D. AGAPOVA, V. G. GRIF. ON CHROMOSOME TERMINOLOGY

Отсутствие единой общепринятой системы классификации хромосом растений создает трудности при сравнительном анализе данных различных исследователей. Авторы рассматривают пользующуюся наибольшим признанием систему A. Levan с соавторами (1964) и предлагают некоторые уточнения хромосомной терминологии.

В настоящее время в кариологической литературе нет общепринятой системы классификации и обозначения разных морфологических типов хромосом. Было предложено несколько систем (Battaglia, 1955a, b; Levan et al., 1964; Pahuja, 1969; Murin, 1970; Adhikary, 1974), в некоторых из них предлагалось обозначать морфологические типы хромосом буквенно-цифровыми символами, а характеристику кариотипа давать в виде формулы.

В последнее десятилетие предприняты попытки введения единой системы хотя бы для некоторых объектов, так как все труднее проводить сравнительно-

кариологический анализ данных разных авторов. На Парижской конференции 1971 г. была принята единая система для характеристики и обозначения хромосом человека. Решения конференции распространились и на некоторые зоологические объекты (см. Proceedings of the First International Conference. . ., 1980), однако в отношении хромосом растений по-прежнему господствует терминологическое разночтение. Между тем возникла насущная необходимость решения этого вопроса.

Как известно, морфологический тип хромосомы определяется местоположением первичной перетяжки — центромеры. Степень асимметрии хромосомы в зависимости от положения центромеры характеризует центромерный индекс (I^c). Его величина вычисляется разными способами: как отношение длинного плеча к короткому, короткого плеча — ко всей хромосоме (в процентах), длинного плеча — ко всей хромосоме (в процентах). В кариологических работах очень часто приводится характеристика хромосомы (например, «метацентрическая», «акроцентрическая» и т. п.) без указания, какой системы придерживается автор, как вычислялся центромерный индекс и какие пределы его значений принимались для хромосом определенного морфологического типа. Иногда авторы ссылаются на какую-либо систему (чаще всего Battaglia, 1955a, b или Levan et al., 1964), однако фактически пользуются ею произвольно.

Поскольку система A. Levan с соавторами (1964) наиболее полно отражает все встречающиеся варианты положения центромеры, она представляется нам самой удачной. Мы предлагаем внести в нее лишь некоторые изменения, позволяющие уточнить часть терминов, особенно касающихся асимметричных хромосом.

В системе Levan с соавторами для характеристики хромосом предлагается использовать только термины, относящиеся к положению центромеры, и не рекомендуется применять термины «метацентрическая», «субметацентрическая», «акроцентрическая» хромосомы. Levan с соавторами допускают только термин «телоцентрическая». В то же время эти термины получили очень широкое распространение и представляются нам удобными, так как дают возможность более кратко охарактеризовать хромосому (например, «метацентрическая хромосома» — вместо «хромосома с медианным положением центромеры») и соответствуют вполне определенным морфологическим типам с соответствующим положением центромеры (см. таблицу).

Характеристика типов хромосом по степени асимметрии при разных способах определения центромерного индекса (I^c), %

Названия типов хромосом	$I^c = \frac{s}{s+l}$	$I^c = \frac{l}{s+l}$	$I^c = \frac{s}{l}$	$I^c = \frac{l}{s}$
Метацентрические (M)	50.0—37.5	50.0—62.5	100.0—60.0	100.0—166.6
Субметацентрические (SM)	37.4—25.0	62.6—75.0	59.9—33.3	166.7—300.0
Субакроцентрические (SA)	24.9—12.5	75.1—87.5	33.2—14.3	300.1—700.0
Акроцентрические (A)	12.4—0	87.6—100.0	14.2—0	700.0—∞
Телоцентрические (T)				

Примечание. s — длина короткого плеча, l — длинного плеча.

Термином «телоцентрик» M. White (1945) предложил называть только хромосомы, которые образовались вследствие разрыва в области центромеры. Хромосомы с центромерой, расположенной близко к концу хромосомы, он назвал акроцентрическими. Считая, что в природном материале не может быть телоцентрических хромосом, White фактически называл термином «акроцентрик» и морфологически телоцентрические хромосомы. Применение термина «акроцентрик» на практике чрезвычайно разнообразно, что очень затрудняет сравнительно-кариологический анализ. То же относится к терминам «субакроцентрик» и «субтелоцентрик». Levan с соавторами (Levan et al., 1964) совершенно справедливо считают, что терминология должна быть основана на морфологических наблюдениях.

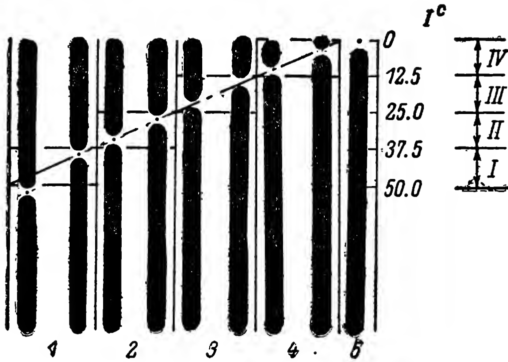


Рис. 1. Схема (по А. Levan et al., 1964, с дополнениями), показывающая основные морфологические типы хромосом.

1 — метацентрические хромосомы, *2* — субметацентрические, *3* — субакроцентрические, *4* — акроцентрические, *5* — телоцентрические; I^c — центромерный индекс (отношение короткого плеча к длине всей хромосомы, %).

Не связывая терминологический вопрос с проблемой возникновения или устойчивости телоцентрических хромосом (*t*-хромосом), которым посвящен ряд исследований (Levan, Emsweller, 1938; Darlington, 1939; Lima-de-Faria, 1949, 1953, 1956; Marks, 1957; Jones, 1978, и др.), мы предлагаем считать телоцентрическими хромосомы, у которых короткое плечо так мало, что его практически невозможно измерить обычными методами и поэтому для хромосом такого типа по существу нельзя вычислить центромерный индекс. Таким образом, телоцентрические хромосомы действительно резко отличаются от всех других морфологических типов хромосом («ателоцентрических», по Levan et al., 1964).

Хромосомы с коротким измеримым плечом лучше называть акроцентрическими и субакроцентрическими (термин White, 1945, соответствующий хромосомам с субтерминальной центромерой; st — у Levan et al., 1964).

Для унификации результатов кариологических исследований мы предлагаем следующее.

Во-первых, определять центромерный индекс как отношение (в процентах) длины короткого плеча к длине всей хромосомы, как это предложено на Парижской конференции 1971 г. для хромосом человека, а в 1980 г. принято также для описания хромосом некоторых домашних животных. Во-вторых, принять схему Levan с соавторами (1964), дополненную нами (рис. 1).

Мы рекомендуем различать следующие типы хромосом:

1) метацентрические — с центромерным индексом I^c от 50.0 до 37.5%, в случае необходимости можно выделять тип истинно метацентрические хромосомы, или метацентрические в узком смысле с $I^c = 50\%$;

2) субметацентрические — с I^c от 37.4 до 25.0%;

3) субакроцентрические — с I^c от 24.9 до 12.5%;

4) акроцентрические — с I^c от 12.4 до 0%, точнее, до предела, когда измерение малого плеча обычными методами становится затруднительным, т. е. его величина находится в пределах ошибки измерения;

5) телоцентрические — хромосомы с величиной малого плеча, меньшей толщины (диаметра) хромосомы (приводится таблица для перевода значений центромерных индексов при разных способах их определения).

Одной из сложных проблем, с которой сталкивается кариолог, является получение достоверных данных о величине и степени асимметрии хромосом, что необходимо для отнесения их к определенному морфологическому типу. Вопрос о критерии отбора метафазных пластинок для морфометрического анализа широко обсуждался в цитологической литературе. Особенно трудны в этом отношении объекты, у которых хромосомные пары близки по размерам и степени асимметрии. В ряде случаев вычисление средних величин невозможно, так как хромосомные пары не идентифицируются. Иногда это характерно для группы хромосом, иногда — для всего набора. Часто осложняет картину разная степень сокращения плеч — дифференциальная спирализация. Степень ее проявления различна у разных объектов. Иногда значительные отклонения в величине и степени асимметрии отдельных хромосом, по-видимому, могут объясняться их перестройками.

В зависимости от объекта и методов исследования в каждом конкретном случае необходимо определить объем выборки и метод отбора пластинок для измерения, а также указать это при изложении результатов своего исследования.

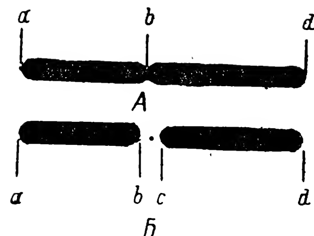


Рис. 2. Схематическое изображение хромосомы после предобработки.

А — место центромеры не является прерывистым, *Б* — в месте центромеры имеется перерыв (*b*—*c*).

Практика применения поликариограмм может быть полезна для того, чтобы убедить читателя в невозможности идентификации отдельных хромосомных пар или групп, однако наглядное представление о кариотипе дает все-таки только идиограмма — выстроенные в ряд (от бо́льших к меньшим) хромосомы набора; этот способ предпочитают в настоящее время многие исследователи.

При описании методики следует обязательно указывать, какая предобработка и какой фиксатор использовались. В тех случаях, когда на давленых препаратах место центромеры не является прерывистым (рис. 2, *А*), длина хромосомы от точки *a* до точки *d* будет равна сумме длин двух плеч, измеренных от точки *a* до *b* и от *b* до *d*. Если вследствие предобработки возникает значительная прерывистость в месте центромеры (рис. 2, *Б*), длина хромосомы будет суммарным результатом измерений каждого плеча от точки *a* до *b* и от *c* до *d*. Для того чтобы данные были сравнимыми, на рисунке, микрофотографии и идиограмме обязательно должен быть указан масштаб. Целесообразно также приводить на идиограмме толщину хромосом, иначе, особенно при увеличении масштаба в случае очень маленьких хромосом, сильно искажается реальная картина. Толщину хромосомы лучше измерять (если это возможно) при большем увеличении, чем то, при котором измерялась длина плеч. Если хроматиды начали расходиться, диаметр хромосомы следует измерять вблизи центромеры. В тех случаях, когда диаметр спутника равен диаметру хромосомы и может быть измерен, а тем более в случаях, когда спутник достигает значительной длины, необходимо указывать и ее, и включать эту величину в суммарную длину хромосомного набора. Это особенно важно при сравнении последней с данными определения количества ДНК. Размеры спутника можно приводить в таблице — в графе, где указан размер соответствующего плеча (т. е. плеча, к которому прикреплен спутник).

Хромосомные пары или хромосомы гаплоидного набора лучше обозначать римскими цифрами. В случае, если приводятся все хромосомы диплоидного набора (чаще всего, когда гомологи не идентифицируются), их обозначают арабскими цифрами.

Изложенные в настоящей статье рекомендации предложены сотрудниками группы биосистематики Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР по поручению редакции «Ботанического журнала» и адресованы главным образом авторам, печатающимся на его страницах, с тем, чтобы достичь терминологического единообразия хотя бы в рамках одного журнала.

ЛИТЕРАТУРА

Adhikary A. K. (1974). Precise determination of centromere locations. Cytologia, 39, 1. — Battaglia E. (1955a). Chromosome morphology. Caryologia, 8. — Battaglia E. (1955b). New symbols in cytology. Phytomorphology, 5. — Darlington C. D. (1939). Misdivision and genetics of the centromere. J. Genet., 37, 341. — Jones K. (1978). Aspects of chromosome evolution in higher plants. Adv. Bot. Res., 6, 120. — Levan A., Fredga K., Sandberg A. A. (1964). Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas, 52, 2. — Levan A., Emsweller S. L. (1938). Structural hybridity in *Notoscordum fragrans*. J. Hered., 29, 291. — Lima-de-Faria A. (1949). The structure of the centromere of the chromosome of rye. Hereditas, 35, 77. — Lima-de-Faria A. (1953). The regions of special cycle of division of *Agapanthus* chromosomes. Chromosoma, 6, 33. — Lima-de-Faria A. (1956). The role of the kinetochore in chromosome organization. Hereditas, 42, 85. — Marks G. E. (1957). Telocentric chromosomes. Amer. Nat., 91, 859. — Murin A. (1970). Príspevok ku klasifikácii typov chromozómov a ich označovaniu. Acta Fac. Rerum Natur. Univ. Comen., Bot., 16, 37. — Pahuja A. N. (1969). A simpler method of karyotype expression with the help of symbols. Genét. Ibér., 21, 1—2. — Proceedings of the First International Conference for the standartization of banded

karyotypes of domestic animals. (1980). Reading, 2nd—6th Aug. 1976. Hereditas, 92, 1. — Standartization in human cytogenetics. (1972). Paris conference, 1971. Cytogenetics, 11, 5. — White M. J. D. (1945). Animal cytology and evolution. Cambridge Univ. Press.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 VII 1981.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.738 (470.1/.25)

Р. В. Камелин, Б. А. Юрцев

НОВЫЙ ВИД *ASTRAGALUS IGOSCHINAE (FABACEAE)* С ПОЛЯРНОГО УРАЛА

R. V. KAMELIN, B. A. YURTSEV. A NEW SPECIES *ASTRAGALUS IGOSCHINAE* (*FABACEAE*) FROM THE POLAR URALS

Описан новый полукустарниковый вид рода *Astragalus* из ксерофитной секции *Xiphidium* с западного склона Полярного Урала (верховья р. Хойлы, близ Полярного круга). Установлено его наибольшее родство с приалтайско-восточноказахстанским степным *A. arbuscula*, а не с западноказахстанским *A. temirensis*. Обсуждаются связи флоры северных частей Урала с ксерофитными и криоксерофитными комплексами Сибири, вероятные пути проникновения сибирских ксерофитов и криоксерофитов (через мелкосопочник — в обход Западносибирской низменности — и через саму низменность) и время проникновения (криоаридные интервалы плейстоцена, ксеротермический максимум голоцена). Ставится вопрос о включении вида в «Красную книгу СССР».

В 1958 г. М. М. Антонова собрала на Полярном Урале в верховьях р. Хойлы на крутом берегу образчик интересного полукустарникового вида рода *Astragalus*. Р. Хойла расположена чуть южнее пересечения Полярным кругом основного Уральского хребта и является левым притоком р. Юнеята (Юньяха) в системе левых притоков р. Усы. В верховьях Хойлы находится одноименный перевал, а несколько севернее — вершина Хойла-йосан.[1] К. Н. Игошина определила это растение как *Astragalus arbuscula* Pall. и включила его в свой конспект флоры тундр и редколесий Урала (Игошина, 1966).

При ближайшем знакомстве с растением выяснилось, что хотя оно и относится к родству *A. arbuscula*, но заметно отличается от него габитуально, и главное значительно более мелкими частями цветка (а возможно, и окраской венчика), и представляет собой новый вид, описываемый ниже.

Astragalus igoschinae R. Kam. et Jurtz. sp. nov. (sectio *Xiphidium* Bunge). — Suffrutex ut videtur non altus, caulis parte basali lignescente, ramis hornotinis ramosis adpresse pilosis. Stipulae liberae, ima basi petiolo adnatae. Folia 2 (3?)-juga, foliolis anguste lanceolato-linearibus saepe falcatis 15—25 mm lg., 1—2 mm lt. Pedunculi foliis 3—4-plo longiores. Racemi multiflori, subcapitato-coneferti. Calyx tubulatus, 6—7 mm lg., albo-nigroque-pilosus, dentibus subulatis 1.5—2 mm lg. Corolla ut videtur pallide violacea (in sicco sordide flavida). Vexillum 13—14 mm lg., lamina rhomboidea, apice vix emarginata. Alae ca. 12 mm lg., carina 9—10 mm lg., apice obtusa. Legumina arcuatim curvata, sessilia, anguste lanceolata, 23—25 mm lg., dense adpresse albo-pilosa, ob pilos nigros intermixtos striata, bilocularia.

E loco unico tantum cognita.

Typus: Ural Polaris (in scheda errore: «subpolaris»), in cursu superiore vallis fl. Choila [prope trajectum Choila], 6 VIII 1958, M. Antonova (LE).

Affinitas. *A. arbusculae* Pall. proximus, sed floribus minoribus, vexillo 13—14 mm lg. (nec 17—19 mm lg.) et ceteris bene differt.

Species nostra ad honorem K. N. Igoschinae, florae et vegetationis montium Uralensium exploratoris, nominata est.

---

[1] Вполне возможно, что одноименная речка есть и на восточном склоне Урала в системе верховий р. Войкар, поэтому точно утверждать, на каком склоне Урала собрано это растение, пока нельзя.

A. igoschinae принадлежит к палеарктической секции *Xiphidium*, одной из наиболее полиморфных линий развития в роде. Ближайшим родственным типом в секции следует считать казахстанско-приалтайско-джунгарский вид *A. arbuscula.* Это довольно высокий полукустарник, преимущественно приуроченный к группировкам степных кустарников и петрофитных степей приалтайского центра и окраины Казахского мелкосопочника, но заходящий также и в пустынно-степные петрофитные группировки сухих низкогорий Прибалхашья и Джунгарии. К югу, в горах Восточного Казахстана он идет лишь до низкогорий Джунгарского Алатау, уже в Заилийском Алатау его замещают по крайней мере две расы, одна из которых — *A. gontscharovii* Vass. — встречается вплоть до среднего течения р. Нарын (до Северной Ферганы). Западнее, почти от левобережья р. Урал и до гор Улутау и Ортотау, но особенно обильно на Подуральском плато, Мугоджарах и меловых горах бассейна р. Эмбы, а также в Тургае встречается весьма близкий, но более изящного облика вид *A. temirensis* M. Pop. Однако уральский вид, по габитусу и мелкоцветковости напоминающий скорее *A. temirensis*, по существенным признакам формы флага и сочленения крыла, а также по форме зубчиков чашечки ближе к *A. arbuscula*, отличаясь от последнего значительно меньшими размерами цветков, а, по-видимому, также иной их окраской (на сухом венчике нет явных следов антоциана) и более узкими и острыми бобами. Таким образом, как это нередко отмечается, в Срединно-Евразиатском секторе Палеарктики более удаленные друг от друга расы, пожалуй, ближе, чем менее удаленные, да к тому же еще и приуроченные к зоне влияния единой горной системы.

Находка на Полярном Урале вида со столь очевидными южными связями — факт сам по себе замечательный и требующий более детального обсуждения. До настоящего времени бытует мнение, что флора Урала бедна эндемиками и Урал, если и отличается от прилегающих равнин, то лишь концентрацией некоторых разнородных элементов, связывающих его с различными флорами. Между тем число описанных с Урала эндемичных рас все возрастает. П. Л. Горчаковский (1969) в своей сводке по фитогеографии Урала приводит 116 зарегистрированных в то время эндемиков флоры Урала (частично включает виды, выходящие на прилегающие равнины). Ныне можно с уверенностью говорить, что более 50 хороших видов эндемичны для Урала, здесь также известно около 30 эндемичных таксонов из рода *Alchemilla* L. и около 15—20 таксонов из рода *Hieracium* L. Думается, что и эта цифра быстро устареет, поскольку настоящий систематический пересмотр флоры Урала еще не начинался. Лучшее тому доказательство — находка нового вида астрагала на Полярном Урале.

Чрезвычайно важно и то, что новый эндемик уральской флоры явно лесостепной природы и наглядно демонстрирует связь флоры Урала с флорами Казахского мелкосопочника, Приалтайского центра степного видообразования (и флорогенеза), а более широко — с континентальными флорами «сибирского склада», связь, вообще говоря, нередко обнаруживаемую во флоре Урала и особенно ярко подчеркнутую в классических трудах И. М. Крашенинникова (1937, 1939). Достаточно вспомнить, что на Урале растут *Allium hymenorhizum* Ledeb., *A. nutans* L., *A obliquum* L., *Silene altaica* Pers., *Sedum hybridum* L., *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch., *Patrinia sibirica* (L.) Juss., *Artemisia santolinifolia* (Pamp.) Turcz. ex Krasch., *A. bargusinensis* Spreng. и другие, чтобы убедиться в вышесказанном. Однако перечисленные выше виды на Урале все же характеризуются более южным распространением (в пределах его лесостепных районов), а в случае *Astragalus igoschinae* речь идет о Полярном Урале (обычно относимом к области арктической флоры). И все же аналоги этой флористической находки на Урале есть. В ряде пунктов Северного Урала мы знаем значительное число оторванных местонахождений лесостепных видов. Так, на восточном склоне Северного Урала, в бассейне р. Ляпин, на крутых берегах р. Манья после значительной дизъюнкции (ближайшее северное местонахождение — район Кунгура) известно местообитание лесостепного вида *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Tr.; возможно, и здесь мы имеем дело с эндемичной расой, поскольку по ряду мелких признаков растения отличаются от всех форм этого полиморфного даже на Южном Урале вида. На восточном же склоне Среднего Урала в окрестностях Верхотурья

находится далеко оторванное местонахождение преимущественно южноуральского эндемичного вида астрагала из секции *Xiphidium* (но из другой группы родства, нежели *A. igoschinae*) — *A. karelinianus* M. Pop. (изолированно произрастает и в районе Кыштыма на Среднем Урале). На западном склоне Северного Урала, в бассейне р. Вишеры, известны местонахождения, далеко оторванные от основной части ареала, преимущественно южноуральского (но встречающегося также в оторванных местонахождениях в Жигулях, на Общем Сырте и Подуральском плато) вида астрагала — *A. helmii* Fisch. И у этого вида есть промежуточные местонахождения на Среднем Урале (на «камнях» р. Чусовой); существует и некоторая замечательная аналогия в родственных связях этого вида и *A. igoschinae*. *A. helmii* принадлежит небольшой и весьма обособленной секции *Helmia* Bunge, в которой он наиболее близок к приалтайско-алтайскому *A. depauperatus* Ledeb., известному также из Кокчетавской возвышенности и из присаянских районов Сибири. При этом наиболее северные местонахождения *A. helmii* на Урале в бассейне Вишеры населяет особая раса — var. *permiensis* (C. A. Mey.) Kryl., возможно, даже особый вид (она и была впервые описана как самостоятельный вид), и именно эта раса наиболее близка к *A. depauperatus*. В то же время на большей территории Казахского мелкосопочника распространен вид из той же секции, но более удаленный — *A. kasachstanicus* Golosk., а еще 3—4 вида известны из Джунгарии, Тянь-Шаня и Монголии. На обоих склонах Урала в северной его части встречается также *Scorzonera ruprechtiana* Lipsch. et Krasch. — субэндемичный вид, довольно широко распространенный по Уральскому хребту (вплоть до Губерлинских гор к югу), но известный также из ряда реликтовых местообитаний на известняковых обнажениях севера европейской части СССР от рек Пинеги и Мезени до верховий р. Печоры, где в бассейне Илыча и находится самый северный пункт ее обитания. А между тем ближайший *S. austriaca* Willd. — широко распространенный евразиатский лесостепной вид. В бассейне р. Илыч, а также в бассейне р. Усы (на р. Кожим — Приполярный Урал) находятся самые северные в Европе местообитания преимущественно лесостепного и петрофитностепного вида *Artemisia sericea* Web. ex Stechm., в бассейне Туры — *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Phleum phleoides* (L.) Karst. Еще более обычны на Северном Урале (часто после значительных дизъюнкций) местонахождения ряда реликтовых типов «плейстоценового лесостепного комплекса» сибирской природы, впервые выделенного И. М. Крашенинниковым и обсуждавшегося в литературе по ботанической географии Урала (Горчаковский, 1969). До р. Колвы известны местонахождения *Vicia multicaulis* Ledeb., до верховий р. Сосьвы — *Bupleurum multinerve* DC., до верховий р. Лозовы — *Phlox sibirica* L., до Полярного Урала — *Trifolium lupinaster* L., а также ряда других видов, связываемых в своем распространении на Урале с комплексом светлых лиственничников, боров и березняков (например, *Saussurea controversa* DC., *Veronica spicata* L., *Arenaria* (*Eremogone*) *saxatilis* L., *Polygala comosa* Schkuhr, *Anemone sylvestris* L., *Artemisia armeniaca* Lam., *Astragalus danicus* Retz.).

И, наконец, на Северном, Приполярном и даже Полярном Урале имеются местонахождения еще ряда горносибирских и лесостепных по своей природе видов. Прежде всего из них следует упомянуть два замечательных эндемичных вида — *Linum boreale* Juz. (Полярный Урал — отдельные пункты Северного и Среднего Урала), родственный группе алтайско-тяньшанско-алайских видов — *L. altaicum* Ledeb. ex Juz., *L. atricalyx* Juz., *L. karataviense* Pavl., и *Eritrichium uralense* Serg. (Северный, Средний и Южный Урал, резко дизъюнктивный), родственный преимущественно среднесибирскому (от Салаирского Кряжа до Енисея и Западного Саяна) *E. pectinatum* (Pall.) DC. Далее в верховьях р. Войкар находятся самые северные местонахождения *Allium strictum* Schrad. и *Gypsophila uralensis* Less.

Все вышеперечисленные примеры свидетельствуют о том, что роль лесостепного (и плейстоценово-лесостепного) элемента во флоре северных частей Урала весьма велика, хотя несомненно различные лесостепные элементы концентрируются здесь в немногих в общем-то местонахождениях и набор их в этих местонахождениях различен. Поскольку по восточному склону Урала западносибирская лесостепь почти зонального типа известна вплоть до бассейна

р. Туры, а на западном склоне Урала мы знаем о развитии здесь самых северных, почти до 57° с. ш., в Европе островов лесостепи (Кунгурской и Красноуфимской), значительная часть лесостепных типов Северного Урала может рассматриваться как наследие ксеротермических периодов постплейстоцена (среднего голоцена). Однако мы знаем и то, что на территории Среднего Урала явно наблюдается снижение числа реликтовых местонахождений лесостепных типов (следствие существования здесь и на Южном Урале в плейстоцене рефугиума черневой тайги и чернолесья). Кроме того, на Полярном и Приполярном и отчасти Северном Урале находится наиболее важный центр современного эндемизма уральской флоры. Поэтому, помимо несомненного южного пути проникновения сибирских плейстоценово-лесостепных типов, мы обязаны также учитывать возможность и более северного пути обмена этими типами, например через Полярный Урал, юг Ямала, Гыдан, Путорану, т. е. через северную (ныне тундровую и лесотундровую) часть Западносибирской низменности. Эта (или другая северная) трасса могла функционировать лишь в ландшафтно-климатических условиях, существенно отличающихся от ныне господствующих в Западносибирской низменности — стране прогрессирующего заболачивания водоразделов. Поэтому речь может идти лишь о криоаридных интервалах позднего плейстоцена — времени господства «тундростепной» (существенно — травоядной) фауны и травянистых спорово-пыльцевых комплексов с полынями, маревыми и т. д. (Лавренко, 1981). Достаточно вспомнить про недавнюю находку юрибейского мамонта на Гыданском п-ове (грань плейстоцена и голоцена) и про находки верхнеплейстоценовой сайги в западном Предуралье на 62° с. ш. (Лавренко, 1981, картосхема 2 — заимствована из монографии Вангенгейм, 1977). Поскольку сайга — особенно хороший индикатор характера ландшафта и растительности, последняя находка имеет прямое отношение к вопросу о времени и условиях былого расселения ксерофитов (и криоксерофитов) на прилегающих к Уралу территориях. Предельная континентальность климата, компонентами которой были скудость зимних и летних осадков, короткое, хотя, вероятно, солнечное и с сухими ветрами лето и крайнеморозные малоснежные или почти бесснежные зимы были благоприятны для широкого расселения сибирских ксерофитов и мезоксерофитов (в том числе и обитающих в современной лесостепи) в частично и полностью безлесных ландшафтах, а также для встречного расселения альпийских и арктических криоксерофитов. Поэтому в современной уральской лесостепи и в реликтовой флоре известняковых и перидотитовых скал, щебнистых осыпей, галечников более северных рек Урала, по-видимому, следует различать наслоения разных периодов экспансии ксерофитов — более молодого (ксеротермического периода голоцена) и более древних (криоксерических фаз плейстоцена, особенно — позднего плейстоцена).

В пользу проникновения предка *Astragalus igoschinae* — растения типа *A. arbuscula* — с востока относительно северным путем в доголоценовое время можно привести следующие аргументы: 1) вид сохранился на Полярном Урале — в одном из очагов повышенной концентрации ксерофитов и криоксерофитов сибирского происхождения, 2) видовой уровень обособленности предполагает время формирования вида не позднее позднего плейстоцена. Кроме того, требует объяснения и факт большей близости *A. igoschinae* к приалтайско-восточноказахстанскому *A. arbuscula*, а не к западноказахстанско-приуральскому *A. temirensis*.

Выше приводились уже некоторые примеры сохранения на Полярном, Приполярном и Северном Урале ксерофитов и криоксерофитов явно сибирского родства. Но упомянутыми более южными видами эта концентрация ксерофитов и криоксерофитов не исчерпывается. В горнотундровом и редколесном (лесотундровом) поясах Полярного и Северного Урала можно указать еще на такие характернейшие «сибирские» криоксерофильные и холодостойкие ксерофильные виды, как арктоальпийские *Kobresia sibirica* (Turcz. ex Ledeb.) Boeck., *Festuca auriculata* Drob. и *Koeleria asiatica* Domin, как *Carex sabynensis* Less. ex Kunth., *C. pediformis* C. A. Mey. (до хр. Адак), *Arenaria* (*Eremogone*) *polaris* Schischk., *Lychnis sibirica* L. ssp. *samojedorum* Sambuk (соседние районы), *Silene repens* Patrin и криоксерофильная *S. paucifolia* Ledeb., *Alyssum biovula-*

tum N. Busch, *Draba sibirica* (Pall.) Thell., *Thlaspi cochleariforme* DC., *Phlojodicarpus villosus* (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb., *Castilleja pallida* (L.) Spreng., *Galium densiflorum* Ledeb., а также на ряд «тундростепных» по происхождению типов, например *Potentilla stipularis* L. Для части этих видов северный путь несомненен, для другой части нельзя исключить также проникновение на Урал с востока вдоль южной и западной окраин Западносибирской низменности (на холмистой равнине с выходами коренных пород) в период наибольшего развития на восточном склоне Урала и в западной части Приобья лесостепных ландшафтов, т. е. по кратчайшему пути, связывающему Северный—Полярный Урал с приалтайско-восточноказахстанским центром лесостепного и кустарниково-степного видообразования (и флорогенеза). Экологически этот путь кажется более вероятным для *Astragalus igoschinae.* Возможно, время и пути проникновения предка этого вида удастся установить более точно, если будут обнаружены новые местонахождения последнего, например в бассейнах левобережья рек Усы и Войкара или в еще более южных районах Урала. Новый вид безусловно заслуживает обстоятельного изучения, прежде всего в классическом (пока единственном) местонахождении, включая обстоятельную характеристику состояния популяции, экологических условий, ценотического окружения; лишь после этого могут быть рекомендованы необходимые меры охраны. По своей редкости и научной значимости он несомненно должен быть включен в «Красную книгу СССР»; следует также попытаться интродуцировать его в ботанические сады.

ЛИТЕРАТУРА

Вангенгейм Э. А. (1977). Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим). М., Наука. — Горчаковский П. Л. (1969). Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Тр. Инст. экологии раст. и животн. Уральск. фил. АН СССР, 66. — Игошина К. Н. (1966). Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала. В кн.: Растительность севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., Наука. — Крашенинников И. М. (1937). Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. Сов. бот., 4. — Крашенинников И. М. (1939). Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене. Сов. бот., 6—7. — Лавренко Е. М. (1981). О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР. Бот. ж., 66, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 XII 1981.

УДК 005 : 582.542.1 (72)+(7)

Е. Б. Алексеев

НОВАЯ СЕКЦИЯ И ТРИ НОВЫХ ВИДА РОДА *FESTUCA* (*POACEAE*) ИЗ МЕКСИКИ И ЦЕНТРАЛЬНОЙ АМЕРИКИ

E. B. ALEXEEV. A NEW SECTION AND THREE NEW SPECIES OF THE GENUS *FESTUCA* (*POACEAE*) FROM MEXICO AND CENTRAL AMERICA

Описана новая секция *Festuca* subgen. *Subulatae* (Tzvel.) E. Alexeev sect. *Glabricarpae* E. Alexeev и новые виды *F. hintoniana* E. Alexeev из Мексики, *F. cartagana* E. Alexeev из Коста-Рики и Панамы и *F. panamica* E. Alexeev из Панамы.

В результате проведенной нами ревизии многочисленных образцов злаков рода *Festuca* L. из Мексики и Центральной Америки в ряде отечественных и зарубежных гербариев были описаны новые подроды, секции и виды (Алексеев, 1980, 1981). Однако полученный недавно из Кью (K) и Вашингтона (US) материал позволил выявить еще несколько новых таксонов этого рода, описываемых ниже.

Festuca panamica (*а—г*), *F. breviglumis* (*д—и*), *F. cartagana* (*к—н*) и *F. hintoniana* (*о—с*).
а, *д*, *к*, *о* — схемы пластинок листьев на поперечных срезах; *б*, *ж*, *м*, *п* — тычинки; *в*, *з*, *н*, *с* — завязи; *г*, *и*, *л*, *р* — нижние цветковые чешуи; *е* — влагалищно-пластиночное сочленение.

Subgen. *Drymanthele* V. Krecz. et Bobr. 1934, Фл. СССР, 2 : 532.
Lectotypus: *F. drymeja* Mert. et Koch.
Sect. *Texanae* E. Alexeev, 1980, Нов. сист. высш. раст. 17 : 44.
Typus: *F. versuta* Beal.

***F. panamica* E. Alexeev sp. nov.** (см. рисунок, *а—г*). — Planta perennis. Innovationes extravaginales, ima basi foliis squamiformibus coriaceis destitutae. Vaginae fissae, leves, in fibras longitudinales non solutae. Ligulae brevissimae (usque ad 0.5 mm lg.), truncatae, marginibus brevissime ciliatae. Laminae foliorum virides, omnes planae, multinerves, usque ad 8 mm lt., subleves, supra ecostatae, fasciculis sclerenchymaticis cum nervis conjunctis et marginalibus, cellulis bulliformibus instructae. Culmi leves, usque ad 80 cm alti. Paniculae laxae, usque ad 25 cm lg., axe et ramulis scabris. Spiculae virides, ovatae, 8.5—9.5 mm lg., 4—5-florae. Lemmata lanceolata, dorso apice scabra, nervis 5 ob-

scuris instructae, 6.2—6.5 mm lg., apice inermia, nec bidenticilata. Paleae secus carinas usque ad $^1/_4$—$^1/_3$ trichomatibus usque ad 20 μ lg. tectae. Antherae 2—2.5 mm lg. Ovarium apice dense hispidulum.

Typus: Panama, prov. Chiriqui, 11 km directly WNW of Boquete, W slope of Volcan de Chiriqui (Baru), ridges looking down on Portrero Muleto, elfin forest dominanted by *Ericaceae*, elev. 3000 m, the most common and dominant grass in the understory, n° 10 244, 20 XI 1975, G. Davidse, W. G. D'Arcy (K).

Affinitas. A specie proxima *F. aguana* E. Alexeev axe et ramulis paniculae scabris (nec levibus vel sublevibus), spiculis longioribus (8.5—9.5, nec 6.5—7.5 mm lg.), 4—5 (nec 1—3)-floris, antheris longioribus (2—2.5, nec 1.7—2 mm lg.) differt. A *F. swallenii* E. Alexeev (species e subgen. *Drymanthele* sect. *Aristulatae* E. Alexeev etiam Chiriqui incolae est) axe et ramulis paniculae scabris (nec levibus vel sublevibus), lemmatibus longioribus (6.2—6.5, nec 5.5—6.2 mm lg.) apice inermibus nec bidenticulatis differt.

Subgen. *Subulatae* (Tzvel.) E. Alexeev, 1977, Бюл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., 82, 3 : 96.

Typus: *F. subulata* Trin.

Sect. ***Glabricarpae*** **E. Alexeev sect. nov.** — Innovationes extravaginales. Vaginae a basi usque ad $^2/_3$—$^3/_4$ integrae. Articulationes vaginali-laminares exauriculatae. Ligulae breves, truncatae. Laminae foliorum planae, supra ecostatae. Lemmata apice bidenticulata, aristis plus minusve longis inter denticulos egredientibus praedita. Ovarium glabrum. Caryopsis paleis adhaerens, ventre profunde excavata, macula hilari caryopsidi fere aequali.

Typus: *F. breviglumis* Swallen (см. рисунок, *д—и*).

К описанной секции мы относим два вида: *F. breviglumis* Swallen (1950, Contr. US Nat. Herb. 29, 9 : 398. Typus: Costa Rica, prov. de San Jose, in dense oak and bamboo forest near Laguna de la Escuadra, northeast of El Copey, 2000—2200 m, n° 41 998, 16 XII 1925, P. C. Standley — US) и *F. chiriquensis* Swallen (1943, Ann. Missouri Bot. Gard. 30, 2 : 116. Typus: Panama, Chiriqui Volcano, open places in woods, 1300—1500 m, n° 8197, 29—30 IX 1911, A. S. Hitchcock — US). Эндемичный для Панамы вид *F. chiriquensis* отличается от широко распространенной в Мексике и Центральной Америке *F. breviglumis* более длинными нижними колосковыми чешуями (свыше 7.5, а не 1—7.5 мм дл.), короткими зубчиками нижней цветковой чешуи (до 1, а не до 2—3 мм дл.) и остями (1.5—3, а не 10—16 мм дл.). Подобно другим видам подрода *Subulatae* эти виды имеют на значительном протяжении замкнутые влагалища и влагалищно-пластиночные сочленения без ушек, а двузубчатыми нижними цветковыми чешуями и крупными пыльниками сходны с калифорнийской *F. elmeri* Scribn. et Merr. из монотипной секции *Elmera* E. Alexeev. Однако от *F. elmeri*, как и от других видов подрода *Subulatae*, *F. breviglumis* и *F. chiriquensis* отличаются голой завязью — признаком высокой специализации, сближающим их с видами подрода *Schedonorus* (Beauv.) Peterm.

Subgen. *Festuca*.

Typus: *F. ovina* L.

F. cartagana **E. Alexeev sp. nov.** (см. рисунок, *к—н*). — *F. dolichophylla* auct. non Presl: Hitchc. 1930, Contr. US Nat. Herb. 24, 9 : 574; Swallen, 1943, Ann. Missouri Bot. Gard. 30, 2 (Fl. Panama, 2, 1) : 116. — Planta perennis, caespitosa, innovationibus intravaginalibus (vel mixtis?) praedita. Vaginae foliorum innovationum ima basi tantum integrae, caterae fissae, leves. Ligulae brevissimae (usque ad 0.1—0.3 mm lg.), truncatae, margine brevissime ciliatae. Laminae foliorum virides, omnes convolutae, 15—23-nerves, 2.4—4 mm lt., subtus leves, supra 13—21—costatae, trichomatibus sparsissimis usque ad 15 μ lg., fasciculis sclerenchymaticis cum nervis conjunctis et marginalibus, infra non confluentibus, cellulis bulliformibus minutis instructae. Culmi leves, usque ad 70 cm alti. Paniculae laxiusculae, 14—22 cm lg., axe et ramulis levibus. Spiculae violaceo-virides, ovatae, 9—11.5 mm lg., 5—6-florae. Lemmata lanceolata, dorso tota facie scabra, 5-nervia, 5.7—6.7 mm lg., apice in mucronem usque ad 0.8 mm lg. producta, nec bidenticulata. Paleae secus carinas usque ad

$^2/_3$—$^3/_4$ trichomatibus usque ad 50 μ lg. tectae. Antherae 2.3—3.5 mm lg. Ovarium glabrum.

T y p u s: Costa Rica, Cartago, inside crater of Volcan Turrialba, elev. ca. 3100 m, in mud and ash of fire hole, n° 10 853, 8 VIII 1968, R. V. Pohl, G. Davidse, N. S. F. Grant (K). P a r a t y p i: Panama, Chiriqui Volcano, near summit, 3300 m, n° 8220, 29—30 IX 1911, A. S. Hitchcock (US); Panama, El Potrero Campo, sandy soil, n° 4550, 27 II 1918, Ellsworth, P. Killip (US); Costa Rica, Volcan Irazu, bottom of crater, n° 878, 4—5 VIII 1920, W. W. Rowlee, H. E. Stork (US).

A f f i n i t a s. A specie proxima *F. dolichophylla* Presl ligulis brevioribus (0.1—0.3, nec usque ad 1 mm lg.), fasciculis sclerenchymaticis infra non confluentibus, laminis supra trichomatibus sparsissimis (nec densis) tectis, paniculis laxioribus, lemmatibus et antheris brevioribus (lemmatibus 5.7—6.7, nec 7—7.5 mm lg., antheris 2.3—2.7, nec 3.5—4 mm lg.) differt.

Коллекторы определили цитированные образцы как *F. dolichophylla* Presl. Действительно, с этим описанным из Перу видом (T y p u s: In montanis Peruviae, n° 124, Haenke — PR) *F. cartagana* сходна внешне, анатомическим строением пластинок листьев (см. рисунок, *к*) и голой завязью (см. рисунок, *н*), но без труда отличается указанными выше признаками. Все указания *F. dolichophylla* для Центральной Америки относятся к описанному виду.

F. hintoniana **E. Alexeev sp. nov.** (см. рисунок, *о—с*). — Planta perennis, dense caespitosa, innovationibus intravaginalibus praedita. Vaginae a basi usque ad $^2/_3$ integrae, ceterae fissae, leves. Ligulae brevissimae (usque ad 0.2—0.6 mm lg.), truncatae. Laminae foliorum pruinosae, omnes complicatae, sectione transversa ovales, 9-nerves, 0.6—0.7 mm in diam., subtus leves, supra costis 7, trichomatibus sparsis usque ad 20—30 μ lg., sclerenchymate continuo medio et marginibus nec incrassato instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi leves, usque ad 45 cm alti. Paniculae laxae, 6—9 cm lg., axe et ramulis scabris. Spiculae dissitae, violaceo-virides, ovatae, 12—13 mm lg., 4—5-florae. Lemmata lanceolata, levia, 5-nervia, 6.5—7 mm lg., apice in mucronem usque ad 0—0.8 mm lg. producta, nec bidenticulata. Paleae secus carinas usque ad $^1/_3$—$^1/_2$ trichomatibus usque ad 30 μ lg. tectae. Antherae 3—3.5 mm lg. Ovarium apice dense hispidulum.

T y p u s: Mexico, Galena, Nuevo Leon, Cerro el Potosi, pine forest, 3800 m, n° 17 243, 21 VIII 1969, G. B. Hinton (K).

A f f i n i t a s. A specie proxima *F. beamanii* E. Alexeev vaginis a basi usque ad $^2/_3$ (nec usque ad $^1/_3$) integris, ligulis brevioribus (0.2—0.6, nec 0.5—1 mm lg.), laminis pruinosis (nec viridibus), 9 (nec 7)-nerves, supra costis 7 (nec 5), paniculis laxioribus, lemmatibus longioribus (6.5—7, nec 5—5.2 mm lg.), apice mucronatis (nec aristatis), ovario apice dense hispidulo (nec glabro) differt.

Весьма своеобразный вид, внешне и анатомическим строением пластинок листьев (см. рисунок, *о*) напоминающий описанную из Гватемалы *F. beamanii*, но ясно отличающийся от нее указанными признаками.

ЛИТЕРАТУРА

А л е к с е е в Е. Б. (1980). Новые подроды и секции овсяниц (*Festuca* L.) Северной Америки и Мексики. Нов. сист. высш. раст., 17. — А л е к с е е в Е. Б. (1981). Новые таксоны рода *Festuca* L. (*Poaceae*) из Мексики и Центральной Америки. Бот. ж., 67, 10.

Московский государственный университет.

Получено 7 IX 1981.

УДК 005 : 582.734 (479)

Т. И. Заиконникова

SORBUS PONTICA — НОВЫЙ ВИД РОДА *SORBUS* (*ROSACEAE*) С КАВКАЗА

T. I. ZAIKONNIKOVA. *SORBUS PONTICA* — A NEW SPECIES OF THE GENUS *SORBUS* (*ROSACEAE*) FROM THE CAUCASUS

Описан новый вид *Sorbus pontica* с Кавказа.

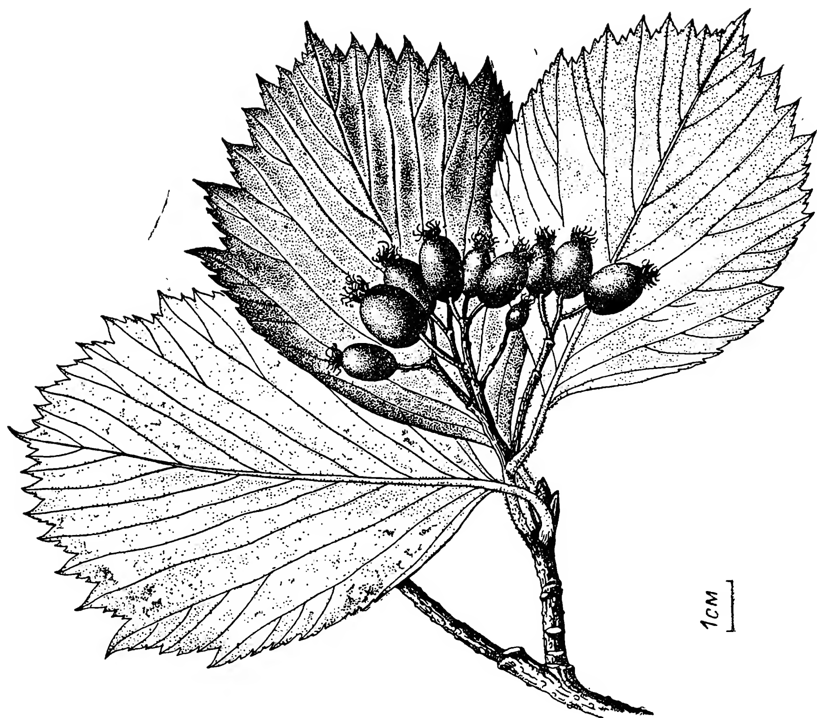
Sorbus pontica Zaikonn. sp. nov. (subsect. *Hajastanae* (Gabr.) Gabr.) — Frutex elatus, 1.5—2.5 (3.5) m alt. Rami veteriores obscure grisei, novelli brunnei. Gemmae fusiformes, 8—10 (13) mm lg., glabrae, glutinosae. Folia coriacea, (7.5) 9—10 (12) cm lg. et (5) 7.5—9 cm lt., ambitu obovata et late obovata, apice orbiculata vel acutiuscula, basi cuneata vel rotundato-cuneata, margine ad medium integerrima vel irregulariter serrulata, a medio duplicato-dentata, dentibus primariis abrupte et longe acutatis sursum oblique orientibus, inferioribus 5—7 (9) mm lg., supra unitio arachnoidea, mox glabrata, subtus inter costas niveo-tomentosa, utrinque (7) 8—9-nervosa, nervis lateralibus rectis supra glandulosis subtus omnino glabris; petiolus 15 (20) mm lg., puberulus vel glaber, lamina 5—6-plo brevior. Stipulae caducae, foliorum inferiorum 16—20, superiorum ca. 10 mm lg. Inflorescentia 12—20-flora, plus minusve corymbosa, 5—7 cm lt., puberula, mox glabrata, pedicellis dense pubescentibus, 2—5 (10) mm lg.; bracteae et bracteolae caducae. Flores albi, ca. 18 mm in diam. Hypanthium 3—4 mm lg., albo-tomentosum, sepalis fructificatione persistentes, 4—5 mm lg., anguste triangulares, utrinque glabrescentes, margine tomentosi. Petala 8—9 mm lg. et 4—5 mm lt., elliptica, supra puberula, dein recurvata. Stamina episepala ca. 3, epipetala 5—7, intermedia 6—7 mm lg.; antherae roseae, in alabastro intense roseae. Styli 2, basi dense pubescentes, ovarium semiinferum. Fructus maturi glabri, 12—14 mm lg. et 8—10 mm lt., late ellipsoidei, atrorubescentes, lenticellis albis sparsis inferne majusculis superne minutis tecti, sepalis erectis coronati. Semina brunnei, 7—8 mm lg. et ca. 4 mm lt. Fl. ad finem V, fr. ad medium IX. 2n=68.

T y p u s: Caucasus, Abchasia, in reservato Ritza-Avadchara, mons Pshagishkha, in pineto supra lacum Ritza, 900—1000 m s. m., 30 V 1977, fl., n° 59, T. Zaikonnikova (LE).

Species endemica Caucasi Occidentalis (Abchasia), in pinetis lucidis montanis in calcareis crescit.

A f f i n i t a s. *S. hajastanae* Gabr. et *S. migaricae* Zinserl. affinis, sed a priore foliis ambitu obovatis et late obovatis apice rotundatis (nec ambitu ovatis vel late ellipticis apice acutis), sepalis fructificatione persistentibus (non deciduis), fructibus glabris (nec floccosis) differt. *S. migarica* a nostra specie differt habitu humiliore, petiolo brevissimo crasso, inflorescentia albo-tomentosa, sepalis in fructu saepe patentibus (nec erectis). Nostra species facie *S. graecae* (Spach) Lodd. ex Schauer similis, sed bene differt characteribus a me indicatis.

Крупный кустарник, 1.5—2.5 (3.5) м выс. Старые ветки темно-серые, молодые — коричневые. Почки веретеновидные, 8—10 (13) мм дл., голые, клейкие. Листья кожистые, (7.5) 9—10 (12) см дл., (5) 7.5—9 см шир., в очертании обратнояйцевидные и широко-обратнояйцевидные, на верхушке округлые или коротко заостренные, в основании клиновидные или округло-клиновидные, в нижней половине цельнокрайные или мелкопильчатые, выше середины двоякозубчатые, с первичными зубцами внезапно и длинно заостренными, направленными косо кверху, нижние 5—7 (9) мм дл., сверху вначале паутинисто опушенные, позже голые, по жилкам с железками, снизу белоснежные, войлочные, боковые жилки в числе (7) 8—9 пар, снизу вместе с главной и мелкими третичными голые; черешок 15 (20) мм дл., слабо опушенный или голый, в 5—6 раз короче пластинки. Прилистники опадающие, у нижних листьев 16—20, у верхних около 10 мм дл. Соцветие 12—20-цветковое, более или менее щитковидное, 5—7 см шир., едва опушенное, позже голое; цветоножки густо опушен-



Sorbus pontica Zaikonn. (экз.: Абхазия, гора Пшагишха над оз. Рица, 10 IX 1972, n° 8, Т. И. Заиконникова).

ные, 2—5 (10) мм дл.; прицветники и прицветнички рано опадающие. Цветки белые, около 18 мм в диам. Гипантий 3—4 мм дл., беловойлочный, чашелистики 4—5 мм дл., узкотреугольные, с обеих сторон почти голые, по краю войлочно опушенные, при плодах остающиеся. Лепестки 8—9 мм дл., 4—5 мм шир., эллиптические, сверху коротко опушенные, к концу цветения отгибающиеся назад. Тычинки эписепальные около 3 мм дл., эпипетальные 5—7, промежуточные 6—7; пыльники розовые, в бутоне ярко-розовые. Столбики в числе 2, в основании густо опушенные, завязь полунижняя. Зрелые плоды голые, 12—14 мм дл., 8—10 мм шир., широкоэллипсоидальные, темно-красные, покрытые редкими белыми чечевичками, внизу крупными, вверху мелкими; чашелистики прямостоячие. Семена коричневые, 7—8 мм дл., около 4 мм шир. Цв. в конце V, пл. к середине IX. 2n=68 (см. рисунок).

Тип: Кавказ, Абхазия, Рица-Авадхарский заповедник, гора Пшагишха, в сосновом лесу над оз. Рица, 900—1000 м над ур. м., 30 V 1977, цв., n° 59, Т. И. Заиконникова (LE).

Паратипы (paratypi). Абхазия, Рица-Авадхарский заповедник, гора Пшагишха, в сосновом лесу над оз. Рица, 900—1000 м над ур. м., 9—10 IX 1972, пл., n° 2, 3, 6, 7, 18, Т. И. Заиконникова (LE); там же, 8 VIII 1973, незр. пл., она же (LE); там же, V—VI 1977, цв., n°n° 41, 65, 66, 77, она же (LE); там же, 25 VII 1979, незр. пл., Т. И. Заиконникова и А. Р. Гринталь (LE).

Эндемик Западного Кавказа (Абхазия). Растет в светлых сосновых лесах на известняках.

Родство. Наш вид близок к *S. hajastana* Gabr. и *S. migarica* Zinserl. От первого отличается листьями, в очертании обратнояйцевидными и широкообратнояйцевидными, на верхушке округлыми (а не яйцевидными или широкоэллиптическими в очертании, на верхушке острыми), чашелистиками при плодах остающимися (а не опадающими), плодами голыми (а не клочковато-войлочными). *S. migarica* отличается от нашего вида низкими кустами, листьями с очень коротким толстым черешком, беловойлочным соцветием, чашелисти-

ками при плодах часто отклоненными (а не прямостоячими). Наш вид внешне похож на *S. graeca* (Spach) Lodd. ex Schauer, но хорошо отличается от него указанными нами признаками.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 IV 1982.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (477.75)

В. Н. Голубев, В. М. Косых

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ КРЫМА

V. N. GOLUBEV, V. M. KOSSYKH. SUPPLEMENTS TO THE FLORA OF THE CRIMEA

Обобщены сведения о новых видах, не зарегистрированных во «Флоре Крыма» (Вульф, 1927—1969) и «Определителе высших растений Крыма» (1972). Приводится 164 новых вида, в том числе 142 встречающихся в естественных биотопах и 22 адвентивных. Для флоры Крыма констатируется 11 новых семейств и 22 новых рода.

Основными сводками по видовому составу высших сосудистых растений Крыма являются «Флора Крыма» (Вульф, 1927—1969) и «Определитель высших растений Крыма» (1972). В этих трудах отсутствует ряд видов, отмеченных в «Визначнике рослин України» (1965) и в некоторых других публикациях. Однако наибольшее число новых флористических находок в Крыму было сделано уже после выхода в свет указанных основных сводок. Значительная часть их отражена в статьях и заметках, опубликованных в различных изданиях, а также в новых «Флорах», особенно во «Флоре европейской части СССР» (1974—1979) и в работе Н. Н. Цвелева «Злаки СССР» (1976). Некоторое число новых видов установлено в Крыму совсем недавно ботаниками Государственного Никитского ботанического сада и Крымского заповедно-охотничьего хозяйства. Образцы этих находок инсерированы в Гербарий Никитского сада, но соответствующие сведения о них еще не опубликованы. Один новый вид для флоры Крыма, ранее пропущенный, обнаружен в Гербарии Никитского сада. Надо заметить, что среди всех этих новинок имеются и новые для науки виды, впервые описанные по крымским сборам.

Очевиден тот факт, что в разных таксономических обработках объем видов весьма варьирует. Например, довольно узким объемом понимания видов характеризуются систематические работы М. В. Клокова. Оставляя в стороне вопрос о правомерности тех или иных таксономических трактовок, мы считаем актуальным свести воедино все новые флористические данные по Крыму, которые весьма существенно изменяют сложившиеся ранее представления об общем составе крымской флоры. Прежде было известно 2436 видов, сейчас прибавилось еще 164 вида! В будущем предстоит всесторонне проанализировать эти виды в ареалогическом отношении и выявить пути их расселения и проникновения в Крым, что несомненно обогатит наши знания истории происхождения крымской флоры. В настоящем сообщении после списка видов (в алфавитном порядке семейств), найденных в условиях естественных биотопов, описывается группа адвентивных видов, главным образом засорителей сельскохозяйственных культур. В отдельную группу выделены новые виды, не зафиксированные для Крыма в каких-либо публикациях.

Для каждого вида отмечаются местонахождения на Крымском п-ове, иногда год находки, цитируется работа, в которой опубликованы эти материалы. В ряде случаев сведения о географическом распространении видов в Крыму ограничиваются самыми общими указаниями (например: «в северном Крыму») соответственно тем данным, которые имеются в цитируемых работах.

Новые виды флоры Крыма, найденные в естественных биотопах

Alismataceae: *Alisma gramineum* Lej., северный Крым (Цвелев, 1979а); *Sagittaria platyphylla* (Engelm.) J. C. Smitch, окр. Никиты (Рубцов, 1975).

Alliaceae: *Allium erubescens* C. Koch, яйлы Крыма («Визн. росл. Укр.», 1965); *A. victorialis* L., Никитская яйла (Костина, 1980).

Apiaceae: *Astrantia maxima* Pall., Никитская яйла (Костина, 1980); *Bupleurum odontites* L., окр. Севастополя (Виноградова, 1978); *Chaerophyllum roseum* Bieb., Никитская яйла (Костина, 1980); *Ferula euxina* M. Pimen., Керченский п-ов (Пименов, 1980); *Trinia biebersteinii* Fedoronchuk (*T. kitaibelii* auct. fl. taur.) Байдарская яйла (Федорончук, 1978).

Asclepiadaceae: *Vincetoxicum stepposum* (Pobed.) A. et D. Löve, в степях (Победимова, 1978а).

Aspidiaceae: *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray, без точного местонахождения (Бобров А., 1974).

Aspleniaceae: *Asplenium heufleri* Reichardt, Ай-Йори (Косых, Корженевский, 1979).

Asteraceae: *Centaurea alpestris* Hegetschw., Ай-Петри (Дидух, 1976), *Chondrilla acantholepis* Boiss., на песках и галечниках («Визн. росл. Укр.», 1965); *Hieracium robustum* Fries, в лесостепном и степном Крыму («Визн. росл. Укр.», 1965); *Inula caspia* Blum, окр. Мысового (Белянина, Киселева, 1980); *Xeranthemum inapertum* (L.) Mill., южный Крым; *Xantium pensilvanicum* Wallr., Ялта (Котов, 1973).

Balsaminaceae: Impatiens noli-tangere L., долина Бурульчи (Косых, Богачук, 1974).

Boraginaceae: *Echium popovii* Dobrocz., над Никитой (Доброчаева, 1976); *Moltkia caerulea* (Willd.) Lehm., окр. Лагерного (Доброчаева, 1974).

Brassicaceae: *Alyssum borzaeanum* E. I. Nyárády, окр. Евпатории (Котов, 1958); *Arabis verna* (L.) R. Br., Аюдаг (Косых, Корженевский, 1978); *Clypeola microcarpa* G. Moris, на песках («Визн. росл. Укр.», 1965); *Isatis campestris* Stev. ex DC., Судак; *Erophila krockeri* Andrz., на открытых склонах; *Erucastrum cretaceum* Kotov, окр. Мичурино (Котов, 1958); *Lepidium syvaschicum* Kleop., по берегам Сиваша; *Rorippa amphibia* (L.) Bess., по влажным местам; *R. palustris* (L.) Bess., по влажным местам (Котов, 1979); *Teesdalia coronopifolia* (J. P. Bergeret) Thell., Аюдаг (Косых, Корженевский, 1978).

Campanulaceae: *Campanula erinus* L., между Веселым и Морским; *C. latifolia* L., по берегам рек; *C. cervicaria L.*, в разреженных хвойных и смешанных лесах; *C. rotundifolia* L., на лугах, опушках; *C. patula L.*, по лесным опушкам; *C. rapunculus* L., на опушках; *Jasione mantana* L., в светлых сосновых лесах (Федоров, 1978).

Caryophyllaceae: *Cerastium crassiusculum* Klok., Планерское; *Dianthus guttatus* Bieb., на засоленных лугах («Визн. росл. Укр.», 1965); *Eremogone longifolia* (Bieb.) Fenzl, Никитская яйла (Голубев, 1978); *Holosteum subglutinosum* Klok., Карадаг; *Minuartia eglandulosa* (Fenzl) Klok., на скалах и каменистых склонах в горном Крыму; *M. euxina* Klok., Карадаг; *M. hypanica* Klok., юго-восточная часть Крыма; *Scleranthus tauricus* Knaf, Планерское; *Silene krymensis* Kleop., Ак-Кая (Клоков, 1974); *S. jailensis* N. Rubtz., Никитская яйла (Рубцов, 1974).

Celastraceae: *Euonymus nana* Bieb., долина Бурульчи (Косых, Леонова, 1975).

Cistaceae: *Fumana thymifolia* (L.) Spach ex Webb, Кошка (Рубцов, Купатадзе, 1978); *Helianthemum creticola* Klok. et Dobrocz., Белогорск (Клоков, Доброчаева, 1974); *H. marginale* C. A. Mey., Чатырдаг (Гроссет, 1977); *H. tomentosum* (Scop.) S. F. Gray, горный Крым («Визн. росл. Укр.», 1965).

Cyperaceae: *Carex diluta* Bieb., сырые солонцеватые луга; *C. nigra* (L.) Reichard, окр. Гончарного; *C. supina* Wahlenb., окр. Лагерного; *Scirpus hippolyti* V. Krecz., Камышовая бухта (Егорова, 1976).

Ephedraceae: *Ephedra arborea* Lag., Аюдаг (Бобров Е., 1974).

Euphorbiaceae: *Euphorbia kotovii* Klok., Роман-Кош (Дубовик, Клоков, 1976).

Fabaceae: *Astragalus albidus* Waldst. et Kit., Саки (Дубовик, Крицкая, 1977); *A. dasyanthus* Pall., окр. Приветного (Мирза, Дубовик, 1979); *Genista juzepczukii* Tzvel., долина Зуи (Цвелев, 1980); *Lotus elisabethae* Opperm. ex Wissjul., юг Арабатской стрелки (Котов, 1958); *Vicia anatolica* Turrill, Карадаг, Феодосия (Станкевич, 1976).

Hydrocharitaceae: *Elodea canadensis* Michx., в озерах (Гусев, 1979).

Juncaceae: *Juncus acutiflorus* Ehrh. ex Hoffm., окр. Никитского сада; *J. nastanthus* V. Krecz. et Gontsch., прибрежные пески; *J. ranarius* Song. et Perrier ex Billot, берега водоемов (Новиков, 1976).

Lamiaceae: *Ajuga mollis* Gladk., Судак (Гладкова, 1978); *Betonica macrantha* C. Koch, Никитская яйла (Костина, 1980); *Salvia rhodantha* Zefir., выше Никиты (Победимова, 1978б).

Lemnaceae: *Lemna gibba* L., в водоемах (Иконников, 1979).

Lentibulariaceae: *Utricularia vulgaris* L., в Крымском зап.-охотн. хоз. («Визн. росл. Укр.», 1965).

Liliaceae: *Fritillaria lutea* Mill., Никитская яйла (Костина, 1980); *Ornithogalum arcuatum* Stev., Старый Крым (Агапова, 1979).

Linaceae: *Linum usitatissimum* L., в посевах («Визн. росл. Укр.», 1965).

Najadaceae: *Najas major* L., Сиваш (Цвелев, 1979б).

Orchidaceae: *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Schult., в лиственных лесах, в зарослях кустарников; *Orchis fragrans* Pollini, на влажных лугах (Смольянинова, 1976).

Poaceae: *Aegilops tauschii* Coss., окр. Судака; *Aira praecox* L., без точного местонахождения (Цвелев, 1974); ×*Agrotrigia kotovii* Tzvel., Карадаг (Цвелев, 1976); *Avena eriantha* Durieu, вероятно, окр. Судака; *A. sterilis* L., Кореиз (Цвелев, 1974); *Bromopsis calcarea* Klok., Ак-Кая; *B. cimmerica* Klok., Планерское; *B. erecta* (Huds.) Four., Ливадия; *B.*×*taurica* Sljussarenko, Гончарное; *B. pseudocappadocica* Klok., Карадаг (Клоков, 1976); *Digitaria ischaemum* (Schreb.) Muehl., на приречных песках; *Eragrostis cilianensis* (All.) Vign.-Lut., на приречных песках (Цвелев, 1974); *Elytrigia kotovii* Dubovik, окр. Мичурино; *E. ninae* Dubovik, окр. Черноморского (Дубовик, 1976); *Festuca interrupta* Desf., на солонцеватых лугах и галечниках; *F. callieri* (Hack.) Markgraf, окр. Судака, Перчем; *F. valesiaca* Gaudin, в сухих степях (Цвелев, 1974); *F. rubra* L., на яйлах; *Hordeum secalium* Schreb., окр. Гончарного; *Gaudinia fragilis* (L.) Beauv., Байдарская долина (Смирнов, 1965); *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin, Никитская яйла (Голубев, 1978); *Lagurus ovatus* L., окр. Балаклавы; *Lolium arvense* With., Алупка; *Molineriella laevis* (Brot.) Rouy, без точного местонахождения; *Phleum echinatum* Host., без точного местонахождения; *Poa palustris* L., без точного местонахождения; *Puccinellia syvaschica* Bilyk, Сиваш; *Sesleria anatolica* Deyl. сомнительное указание; *Setaria decipiens* Schimp., Южный Крым (Цвелев, 1974); *Stipa brachyptera* Klok., Чатырдаг; *S. brauneri* (Pacz.) Klok., Тарханкут, Планерское; *S. glabrinoda* Klok., Залесье; *S. heterophylla* Klok., Суюк-Кая; *S. martinovskyi* Klok., окр. Партизанского; *S. oreades* Klok., Малая Чучель; *S. tirsa* Stev. на яйлах; *S. zalesskii* Wilensky, в степях, на каменистых склонах (Цвелев, 1974).

Polygalaceae: *Polygala caucasica* Rupr., Никитская яйла (Костина, 1980).

Polygonaceae: *Polygonum alpinum* All., Чатырдаг (Косых, Карасюк, 1977).

Pontederiaceae: *Monochoria korsakowii* Regel et Maack, Красноперекопский район (Протопопова, 1979).

Pteridaceae: *Pteris cretica* L., Гаспра (Бобров А., 1974).

Ranunculaceae: *Anemonastrum fasciculatum* (L.) Holub (Костина, 1980).

Rosaceae: *Potentilla angustifolia* DC., преимущественно на яйлах; *P. crassa* Tausch, на яйлах; *P. laeta* Reichenb., на хребтах и горных склонах; *P. obscura* Willd., на лесных полянах; *P. pedata* Nastl., на склонах и в каменистых степях; *P. pilosa* Willd., на сухих каменистых склонах; *P. pindicola* (Nym.) Hausskn., окр. Родниковского («Визн. росл. Укр.», 1965); *Sorbus stankovii* Juz., в дубово-грабинниковых лесах (Юзепчук, 1950).

Rubiaceae: *Asperula graveolens* Bieb. ex Schult et Schult fil., гора Опук (Победимова, 1978в).

Scrophulariaceae: *Rhinanthus vassilczenkoi* Ivanina et Karasjuk, Бабуган-яйла (Иванина, 1978).

Valerianaceae: *Centranthus longiflorus* Stev., Алупка («Визн. росл. Укр.», 1965).

Violaceae: *Viola arenaria* DC. Чатырдаг; *V. tanaitica* Grosset, Горный Крым; *V. nemausensis* Jord., Карадаг («Визн. росл. Укр.», 1965).

Zannichelliaceae: *Zannichellia major* Boenn. ex Reichenb., окр. Симферополя (Цвелев, 1979в).

В последнее время собраны в Крыму и обнаружены в гербарии, но еще не опубликованы новые виды; их образцы находятся в Гербарии Никитского ботанического сада: *Legousia speculum-veneris* (L.) Chaix, Штангеевская тропа над Ялтой, август 1908 г., аноним из гербария Н. А. Казанского; *Sebum reflexum* L., окр. Симферопольского водохранилища, 26 VI 1977, В. В. Корженевский; *Iris sibirica* L., Долгоруковская яйла, влажный луг у начала тропы на Малую Бурульчу, 5 VII 1979, В. Н. Голубев, И. И. Маслова; *Lamium caucasicum* Grossh., грабинниково-дубовый лес на северном склоне среднего плато Чатырдага, 21 VI, 1980, В. М. Косых; *Scutellaria galericulata* L., пойма р. Демерджи между Верхней и Нижней Кутузовкой, 11 VII 1980, В. В. Корженевский; *Melissitus brachycarpus* (Fisch.) Latsch., можжевеловый лес северо-восточнее с. Оборонного, 11 VI 1981, В. М. Косых, О. Г. Усачева.

Из новых адвентивных видов найдены *Smyrnium olusatrum* L., Никитский сад; *Ambrosia artemisiifolia* L., Симферополь, Керчь, окраина Ялты, Никитский сад (Кожевникова, Рубцов, 1971); *Conyzanthus graminifolius* (Spreng.) Tamamsch., Нижняя Массандра (Кожевникова, Махаева, 1976); *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Tresen, Гвардейское, Джанкой, Угловое, Никита, Керчь, Инкерман (Кожевникова, Махаева, 1976); *Galinsoga parviflora* Cav., окр. Орлиного, между Перевальным и Симферополем (Кожевникова, Махаева, 1976); *Xanthium italicum* Moretti, Севастополь, Симферополь, Гвардейское, Джанкой, Керчь; *X. rupicola* Holub, на сорных местах (Котов, 1973); *X. sibiricum* Patrin ex Widd., окр. Ялты (Кожевникова, Рубцов, 1971); *Symphytum caucasicum* Bieb., Никитский ботанический сад («Визн. росл. Укр.», 1965); *Erysimum cheiranthoides* L., Никитский сад, Никита, Ялта, Феодосия, Инкерман (Кожевникова, Рубцов, 1971); *Rapistrum perenne* (L.) All., в посевах (Кожевникова, Махаева, 1976); *Atriplex micrantha* C. A. Mey. (*A. heterosperma* Bunge), окр. Никитского сада (Кожевникова, Рубцов, 1971); *Cyperus difformis* L., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *Elatine hungarica* Moesz, Красноперекопский, Раздольненский р-ны (Кожевникова, Махаева, 1976); *Phacelia tanacetifolia* Benth., окр. Никитского сада и Бахчисарая; *Echinochloa macrocarpa* Vasing., Красноперекопский р-н; *E. oryzoides* (Ard.) Fritsch, на рисовых полях; *Polygonum orientale* L., окр. Никитского сада (Кожевникова, Рубцов, 1971); *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb., на рисовых полях Красноперекопского и Раздольненского р-нов (Кожевникова, Махаева, 1976); *Datura innoxia* Mill., Никитский сад, Наташино; *D. tatula* L., Никитский сад (Кожевникова, Рубцов, 1971).

Таким образом, из 164 видов, приведенных в настоящем сообщении, 142 встречаются в естественных биотопах, а 22 являются адвентивными. Для флоры Крыма отмечены 11 новых семейств (*Alliaceae*, *Aspidiaceae*, *Aspleniaceae*, *Balsaminaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Hydrophyllaceae*, *Lentibulariaceae*, *Najadaceae*, *Pontederiaceae*, *Pteridacaeae*, *Zannichelliaceae*) и 22 новых рода (×*Agrotrigia*, *Ambrosia*, *Conyzanthus*, *Cyclachaena*, *Elatine*, *Elodea*, *Impatiens*, *Galinsoga*, *Gaudinia*, *Lagurus*, *Lindernia*, *Melissitus*, *Molineriella*, *Moltkia*, *Monochoria*, *Najas*, *Phacelia*, *Pteris*, *Sagittaria*, *Sesleria*, *Teesdalia*, *Utricularia*).

Нет сомнения, что дальнейшие более детальные флористико-систематические исследования принесут новые находки. Результаты данного сообщения говорят о целесообразности издания нового определителя высших растений Крыма, в котором следует учесть все новейшие находки и критически пересмотреть весь таксономический состав этой во многом уникальной и ценнейшей региональной флоры Европы.

В подавляющем своем большинстве приведенные в статье таксоны являются редкими для флоры Крыма и существенно пополняют публиковавшиеся ранее соответствующие списки (Голубев, Косых, 1980а, б).

ЛИТЕРАТУРА

А г а п о в а Н. Д. (1979). Род птицемлечник — *Ornithogalum* L. В кн.: Флора европейской части СССР, 4. Л., Наука. — Б о б р о в А. Е. (1974). Род щитовник — *Dryopteris* Adans. В кн.: Флора европейской части СССР, 1. Л., Наука. — Б о б р о в Е. Г. (1974). Род хвойник — *Ephedra* L. В кн.: Флора европейской части СССР, 1. Л., Наука. — Б е л я н и н а Н. Б., К и с е л е в а К. В. (1980). *Inula caspia* (*Asteraceae*) — новый вид для флоры Крыма. Бот. ж., 65, 10. — В и з н а ч н и к рослин України. (1965). Вид. 2. Київ, Київ. кн. фабрика. — В и н о г р а д о в а В. М. (1978). *Bupleurum odontites* L. (*Apiaceae*) — новый вид для флоры СССР. Нов. сист. высш. раст., 15. — В у л ь ф Е. В. (1927—1969). Флора Крыма. 1—3. М.—Л.—Ялта. — Г л а д к о в а В. Н. (1978). Роды живучка — *Ajuga* L. и щетинохвост — *Chaiturus* Willd. В кн.: Флора европейской части СССР, 3. Л., Наука. — Г о л у б е в В. Н. (1978). Эколого-биологические особенности растений и растительных сообществ Крымской яйлы. В кн.: Биоэкология растений и фитоценозов Крыма. Ялта, Изд. ГНБС. — Г о л у б е в В. Н., К о с ы х В. М. (1980а). Методические указания по изучению эндемичных растений флоры Крыма. Ялта, Изд. ГНБС. — Г о л у б е в В. Н., К о с ы х В. М. (1980б). Методические указания по изучению редких и исчезающих растений флоры Крыма. Ялта, Изд. ГНБС. — Г р о с с е т Г. Э. (1977). Флористические и ботанико-географические заметки по флоре Крыма и Донецкого кряжа. Бюл. МОИП, отд. биол., 82, 1. — Г у с е в Ю. Д. (1979). Сем. *Hydrocharitaceae* Juss. — Водокрасовые. В кн.: Флора европейской части СССР, 4. Л., Наука. — Д и д у х Я. П. (1976). Новый для УРСР вид роду *Centaurea* L. Укр. бот. ж., 33, 4. — Д о б р о ч а е в а Д. Н. (1974). Новый род Бурачниковых (*Moltkia* Lehm.) для флоры Украины. Нов. сист. высш. и низш. раст. Киев, Наукова думка. — Д о б р о ч а е в а Д. Н. (1976). Новые таксоны Бурачниковых Восточной Европы. Нов. сист. высш. и низш. раст. Киев, Наукова думка. — Д у б о в и к О. Н. (1976). Новые материалы к изучению рода *Elytrigia* Desv. Нов. сист. высш. низш. раст. Киев, Наукова думка. — Д у б о в и к О. Н., К л о к о в М. В. (1976). О некоторых крымских и кавказских молочаях и о видовом составе рода в Украинской флоре. Нов. сист. высш. низш. раст. Киев, Наукова думка. — Д у б о в и к О. Н., К р и ц к а я Л. Н. (1977). Новые материалы к изучению рода астрагал *Astragalus* L. на Украине. Нов. сист. высш. низш. раст. Киев, Наукова думка. — Е г о р о в а Т. В. (1976). Роды камыш — *Scirpus* L. и осока — *Carex* L. В кн.: Флора европейской части СССР, 2. Л., Наука. — И в а н и н а Л. И. (1978). Новый вид *Rhinanthus* L. из Крыма. Нов. сист. высш. раст., 15. — И к о н н и к о в С. С. (1979). Род ряска — *Lemna* L. В кн.: Флора европейской части СССР, 4. Л., Наука. — К л о к о в М. В. (1974). Современное состояние изучения украинских гвоздичных. Нов. сист. высш. низш. раст. Киев, Наукова думка. — К л о к о в М. В. (1976). О костенце прибрежном и близких к нему видах. Нов. сист. высш. низш. раст. Киев, Наукова думка. — К л о к о в М. В., Д о б р о ч а е в а Д. Н. (1974). Заметки о *Helianthumum canum* (L.) Baumg. и близких к нему видах. Нов. сист. высш. низш. раст. Киев, Наукова думка. — К л о к о в М. В., О с ы ч н ю к В. В. (1975). Ковыли Украины. Нов. сист. высш. низш. раст. Киев, Наукова думка. — К о ж е в н и к о в а С. К., М а х а е в а Л. В. (1976). Дополнения к адвентивной флоре Крыма. Бот. ж., 61, 4. — К о ж е в н и к о в а С. К., Р у б ц о в Н. И. (1971). Опыт биоэкологического и географического анализа адвентивной флоры Крыма. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 54. — К о с т и н а В. П. (1980). О новых флористических находках в Горном Крыму. Нов. сист. высш. низш. раст. Киев, Наукова думка. — К о с ы х В. М., Б о г а ч у к В. М. (1974). Новый вид для флоры Крыма *Impatiens noli-tangere* L. (*Balsaminaceae*). Бот. ж., 59, 8. — К о с ы х В. М., К а р а с ю к М. И. (1977). Новый вид для флоры Крыма — *Polygonum alpinum* All. (*Polygonaceae*). Бот. ж., 62, 10. — К о с ы х В. М., К о р ж е н е в с к и й В. В. (1978). О новых и редких видах флоры Крыма. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 108. — К о с ы х В. М., К о р ж е н е в с к и й В. В. (1979). О некоторых редких и забытых папоротниках Крыма. Бот. ж., 64, 8. — К о с ы х В. М., Л е о н о в а Т. Г. (1975). О находке *Euonymus nana* Bieb. (*Celastraceae*) в Крыму. Бот. ж., 60, 4. — К о т о в М. И. (1958). Нові та рідкі рослини Криму. Укр. бот. ж., 15, 2. — К о т о в М. И. (1973). Рецензия на «Определитель высших растений Крыма». Укр. бот. ж., 30, 3. — К о т о в М. И. (1979). Сем. *Brassicaceae* Burnett (*Cruciferae* Juss. nom. altern.) — Крестоцветные. В кн.: Флора европейской части СССР, 4. Л., Наука. — М и р з а М. В., Д у б о в и к О. Н. (1979). Филогенетичне і практичне значення поліморфізму *Astragalus dasyanthus* Pall. Укр. бот. ж., 35, 4. — Н о в и к о в В. С. (1976). Род ситник — *Juncus* L. В кн.: Флора европейской части СССР, 2. Л., Наука. — О п р е д е л и т е л ь высших растений Крыма. (1972). Л., Наука. — П и м е н о в М. Г. (1980). О *Ferula orientalis* L. и двух близких к ней новых видах. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 117. — П о б е д и м о в а Е. Г. (1978а). Род винцетоксикум — *Vincetoxicum* Wolf. В кн.: Флора европейской части СССР, 3. Л., Наука. — П о б е д и м о в а Е. Г. (1978б). Род шалфей — *Salvia* L. В кн.: Флора европейской части СССР, 3. Л., Наука. — П о б е д и м о в а Е. Г. (1978в). Род ясменник — *Asperula* L. В кн.: Флора европейской части СССР, 3. Л., Наука. — П р о т о п о п о в а В. В. (1979). Род монохория — *Monochoria* C. Presl. В кн.: Флора европейской части СССР, 4. Л., Наука. — Р у б ц о в Н. И. (1974). Новый вид рода *Silene* L. с Крымского нагорья (яйлы). Бюл. Гос. Никитск. бот. сада, 2 (24). — Р у б ц о в Н. И. (1975). *Sagittaria platyphylla* — новый адвентивный вид флоры европейской части СССР. Бот. ж., 60, 3. — Р у б ц о в Н. И., К у п а т а д з е Т. Л. (1978). *Fumana thymifolia* (L.) Verl. — новый вид для флоры СССР. Бот. ж., 63, 2. — С м и р н о в П. А. (1965). Критические заметки о крымских растениях. Бюл. МОИП, отд. биол., 70, 3. — С м о л ь я н и н о в а Л. А. (1976). Сем. *Orchidaceae* Juss. — Ятрышниковые. В кн.: Флора европейской части СССР, 2. Л., Наука. — С т а н к е в и ч А. К. (1976). Заметка о *Vicia anatolica* Turrill (*Fabaceae*) и близких видах. Нов. сист. высш. раст., 13. — Ф е д о р о в Ан. А. (1978). Сем. *Campanulaceae* Juss. — Колокольчико-

вые. В кн.: Флора европейской части СССР, 3. Л., Наука. — Федорончук Н. М. (1978). Монографический обзор родов *Trinia* Hoffm., *Rumia* Hoffm. и *Ledebouriella* Wolff (*Apiaceae*). Автореф. канд. дис. Л. — Флора европейской части СССР (1974—1979). 1—4. Л., Наука. — Цвелев Н. Н. (1974). Сем. *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss. nom. altern.) — Злаки. В кн.: Флора европейской части СССР, 1. Л., Наука. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука. — Цвелев Н. Н. (1979а). Сем. *Alismataceae* Vent. — Частуховые. В кн.: Флора европейской части СССР, 4. Л., Наука. — Цвелев Н. Н. (1979б). Сем. *Najadaceae* Juss. — Наядовые. В кн.: Флора европейской части СССР, 4. Л., Наука. — Цвелев (1979в). Сем. *Zannichelliaceae* Dumort. — Цаникеллиевые. В кн.: Флора европейской части СССР, 4. Л., Наука. — Цвелев Н. Н. (1980). О некоторых видах родов дрок (*Genista* L.) и ракитник (*Cytisus* L.) европейской части СССР. Нов. сист. высш. раст., 17. — Юзепчук С. В. (1950). Три новых эндема крымской флоры. Бот. мат. (Ленинград), 12.

Государственный Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 11 III 1981.

УДК 581.9 (571.6)

Э. В. Бойко, В. М. Старченко

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БАССЕЙНЕ РЕКИ АМУР [1]

E. V. BOYKO, V. M. STARCHENKO. FLORISTIC FINDINGS AT THE BASIN OF THE AMUR RIVER

Сообщается о новых местонахождениях видов высших растений, из них *Allium altaicum*, *Carduus dahuricus*, *Gentiana pseudoaquatica*, *Geum urbanum*, *Papaver rubro-aurantiacum* указываются впервые для советского Дальнего Востока.

Во время экспедиций 1976—1981 гг. в Амурской обл. и юго-западной части Хабаровского края мы выявили ряд видов, новых для флоры советского Дальнего Востока, не отмеченных ранее для Верхнего и Среднего Амура или редких для этой территории. При работе использован гербарный материал, хранящийся в Биолого-почвенном институте (БПИ) ДВНЦ АН СССР (VLA) и в лаборатории хемотаксономии растений Тихоокеанского института биоорганической химии (ТИБОХ) ДВНЦ АН СССР.[2]

Alopecurus geniculatus L. Хабаровский край, окр. пос. Кульдур, лесная дорога, 30 VI 1981.

В «Определителе высших растений Сахалина и Курильских островов» (Воробьев и др., 1974) и в книге Н. Н. Цвелева (1976) этот вид указывается как заносный для Сахалина и Курильских о-вов. В других флористических сводках для советского Дальнего Востока он не приводится. В Гербарии БПИ (VLA) имеются сборы из окрестностей г. Владивостока.

Hordeum brevisubulatum (Trin.) Link. Амурская обл., Сковородинский р-н, ст. Ерофей Павлович, 19 VI 1981.

Заносное на советском Дальнем Востоке растение, известное из отдельных пунктов (Ворошилов, 1966; Цвелев, 1976).

Spirodela polyrhiza (L.) Schleid. Амурская обл., Сковородинский р-н, пос. Игнашино, болото в пойме р. Амур, в массе, 18 VIII 1981.

Многокоренник обыкновенный отмечен для Приморья, Камчатки, Сахалина (Ворошилов, 1966), позднее найден на Среднем Амуре (Гриценко, Дымина, 1977).

Allium altaicum Pall. Амурская обл., Сковородинский р-н, левый берег р. Амур, в 30 км выше по течению пос. Игнашино, утес Вятский, 16 VI 1981.

---

[1] Первое сообщение по этому вопросу было опубликовано в журнале «Известия СО АН СССР» (сер. биол. наук, 1981, № 10, вып. 2).

[2] Названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова «Сосудистые растения СССР» (1981).

Монгольско-сибирский вид, для флоры советского Дальнего Востока приводится впервые. Хорошо отличается от всех дальневосточных луков крупными луковицами (3—6 см в диам.), толстыми дудчатыми стеблями до 100 см выс., сизыми цилиндрическими листьями 2—3 см в диам. По облику напоминает культурные луки. Молодые листья и луковицы местное население использует в пищу. Произрастает в массе на каменистых обрывах совместно с *Dontostemon integrifolius* (L.) C. A. Mey., *Poa stepposa* (Kryl.) Roshev., *Erysimum amurense* Kitag., *Lilium pumilum* Delile, *Selaginella rupestris* (L.) Spring, *Papaver rubro-aurantiacum* (Fisch. ex DC.) Lundstr.

Ranunculus affinis R. Br. Пос. Игнашино, заболоченный луг у р. Амур, 7 VI 1981.

Указывается для Камчатки и Охотии (Ворошилов, 1966), отмечен для ряда районов Центральной Сибири, в том числе для Даурии («Флора Центральной Сибири», 1979). Нами найден в типичном местообитании.

Papaver rubro-aurantiacum (Fisch. ex DC.) Lundstr. Пос. Игнашино, каменистые склоны (осыпь) у устья р. Мегдаи, 8 VI 1981; пос. Игнашино, левый берег р. Амур, в 30 км выше по течению, утес Вятский, 16 VI 1981.

Восточносибирский вид («Флора Центральной Сибири», 1979), для флоры советского Дальнего Востока приводится впервые. Проявляет сильную изменчивость морфологических признаков, особенно по форме листа, характеру и степени опушения (Толмачев, 1941). Растения, собранные нами, имеют просто перисторассеченные листья с цельными или перистораздельными долями, нижние доли заметно удалены от остальных. Конечные дольки листьев туповатые (закругленные), с мозолистыми утолщениями, оканчиваются щетинкой до 1 (2) мм дл. Цветоносы чаще в числе нескольких, крепкие, 30—60 см выс., покрыты, как и черешки листьев, светлыми рыжеватыми отстоящими волосками. Бутоны почти шаровидные, слабо волосистые. Цветки 3.5—4 см в диам., чашевидные, ярко-желтые в живом состоянии, при высушивании принимают кирпично-красный цвет, но у основания лепестка остается желто-зеленое или черное пятно. Коробочка овально-продолговатая, 12—15 мм дл., голая или слабо щетинистая. Мак красно-оранжевый произрастает на каменистых или щебнистых склонах совместно с *Poa stepposa*, *Erysimum amurense*, *Selaginella rupestris*, *Dontostemon integrifolius*. От широко распространенного в Амурской обл. *Papaver amurense* (N. Busch) Tolm. хорошо отличается формой и размерами цветка, всегда изменяющего свой цвет при высушивании, экологией. Мак амурский обычно встречается на лугах, сухих песчаных склонах, у обочин дорог.

Geum urbanum L. Пос. Игнашино, у дороги, 30 VI 1980, 3 VII 1981.

Сорное растение, впервые указывается для флоры советского Дальнего Востока. Отличается от повсеместно произрастающего на территории Дальнего Востока *G. aleppicum* Jacq. длинноволосистым цветоложем (волоски более 1 мм дл.), формой стеблевых и прикорневых листьев (Юзепчук, 1941).

В окрестностях пос. Игнашино в различных местообитаниях (лес, каменистые и песчаные склоны, болотистые и суходольные луга, песчаные откосы по берегам рек) нами собраны 8 видов фиалок: *Viola acuminata* Ledeb., *V. brachysepala* Maxim., *V. dactyloides* Schult., *V. ircutiana*, *V. patrinii* Ging., *V. prionantha*, *V. sacchalinensis* Boissieu, *V. variegata* Fisch. ex Link. Особый интерес представляют находки характерных для Верхнего Амура *V. ircutiana* и *V. prionantha*, на недостаточность сборов которых в коллекциях Гербариев страны обращали внимание авторы «Флоры СССР» (Юзепчук, 1949) и «Флоры Забайкалья» (Сергиевская, 1975).

Viola ircutiana Turcz. Пос. Игнашино, сухие луга в долине р. Амур у устья р. Магдаи.

Вид считается эндемиком Прибайкалья (Юзепчук, 1949; Сергиевская, 1975; «Флора Центральной Сибири», 1979) и рекомендован для государственной охраны («Редкие и исчезающие растения Сибири», 1980). Во флору советского Дальнего Востока (Верхний Амур) *V. ircutiana* включена В. Н. Ворошиловым на основании осенних сборов этого растения из окр. г. Сковородино (MHA, VLA). В «Определителе растений Приморья и Приамурья» (Воробьев и др., 1966) фиалка иркутская отсутствует. Собранные нами растения находятся в стадии

цветения и начала плодоношения. Внешний облик растения полностью соответствует описаниям, имеющимся в литературе (Юзепчук, 1949; Сергиевская, 1975), и рисунку *V. ircutiana* («Флора Центральной Сибири», 1979). *V. ircutiana* имеет хорошо заметное опушение из коротких вниз направленных волосков на листовых пластинках, черешках и цветоножках; цветки довольно крупные (18—20 мм), малиново-фиолетовые, с прямым толстоватым шпорцем 6—8 мм дл.; есть клейстогамные цветки. Коробочка почти шаровидная, 5—6 мм дл. *V. ircutiana* обычно встречается отдельными группами на сухих лугах и пастбищах, иногда совместно с *V. gmeliniana* Schult., *V. dissecta* Ledeb., *Cerastium arvense* L. От близкого вида *V. variegata* хорошо отличается совокупностью морфологических признаков, внешним обликом и экологией. *V. variegata* обычна на сухих каменистых склонах, часто под пологом леса, но не на суходольных лугах, где найдена *V. ircutiana*.

Ранее нами собран новый для флоры советского Дальнего Востока вид *Oxytropis muricata* (Pall.) DC. (Павлова, 1981), который имеет сходный с *Viola ircutiana* ареал. На территории нашей страны основная часть ареала остролодочника мягкоиглистого находится в Предбайкалье. Окрестности пос. Игнашино являются изолированным местонахождением двух сравнительно редких и своеобразных видов — *V. ircutiana* и *Oxytropis muricata*.

Viola prionantha Bunge. Пос. Игнашино, сухой луг, 18 VIII 1980; там же, суходольный луг в долине р. Амур, 30 V 1981.

Во «Флоре СССР» (Юзепчук, 1949) этот вид указывается для Зее-Буреинского и Уссурийского флористических районов, В. Н. Ворошилов отмечает *V. prionantha* для Верхнего Амура. Фиалка зубчатоцветковая встречается совместно с *V. gmeliniana*, *V. dissecta*, *Gentiana squarrosa* Ledeb., *G. pseudoaquatica*, *Cerastium arvense*. Собранные нами экземпляры имели цветки с характерным сине-фиолетовым оттенком и длинным прямым или слегка загнутым вверх шпорцем 6—8 (9) мм дл.; коробочки 8—10 мм дл.

Определение *V. prionantha* вызвало некоторые трудности. Анализ описаний *V. prionantha* и *V. alisoviana* Kiss, приведенных во «Флоре СССР» (Юзепчук, 1949), показывает, что эти два вида слабо различаются по морфологическим признакам и распространению. Основным отличием *V. prionantha* от *V. alisoviana* считается (Юзепчук, 1949; Воробьев и др., 1966) хорошо выраженная городчатость края листа (у *V. alisoviana* край листа почти цельный). На основании этого признака мы отнесли наши растения к *V. prionantha*. Достоверные и хорошо сохранившиеся экземпляры *V. prionantha* в Гербарии БПИ (VLA) отсутствуют. Из образцов *V. alisoviana* (VLA) представляют интерес только гербарные сборы Н. В. Гриценко из окрестностей г. Благовещенска, которые не отличаются от растений, собранных нами 30 V 1981. Сходство ареалов, экологии и морфологических признаков при отсутствии типовых экземпляров этих видов в Гербариях СССР позволяет высказать предположение о том, что на Верхнем Амуре произрастают не два вида *V. prionantha* и *V. alisoviana*, а только один, видовая принадлежность которого требует дополнительного уточнения.

Gentiana pseudoaquatica Kusn. Пос. Игнашино, сухой луг у озера, 30 V 1981, 5 VI 1981.

Широко распространенный на юге Сибири вид («Флора Центральной Сибири», 1979). Для флоры советского Дальнего Востока приводится впервые. Очень близок по внешнему облику и экологии к *G. squarrosa*, растению, обычному на юге Приморья, Приамурья и Центральной Сибири, хотя сборы горечавки растопыренной из Амурской обл. в Гербарии БПИ (VLA) отсутствуют. *G. pseudoaquatica* хорошо отличается от *G. squarrosa* отсутствием опушения и строением чашечки (см. рисунок, *а*, *б*). *G. pseudoaquatica* и *G. squarrosa* обычно произрастают совместно на сухих и болотистых лугах, пашнях и пастбищах, часто рядом с *Viola gmeliniana*, *V. dissecta*, *Hierochloe glabra* Trin., *Cerastium arvense*, *Primula patens* (Turcz.) E. Busch. Горечавка ложноводяная, как и горечавка растопыренная, является поздневесенним и раннелетним однолетником, у которого уже в июле практически заканчивается вегетационный период.

В окрестностях пос. Игнашино (кочкарное болото в пойме р. Игнашинки) мы нашли третий вид горечавки ряда *Aquaticae* Grossh. — *G. aquatica* L., хо-



Верхние части стеблей цветущих растений *Gentiana squarrosa*, (*а*), *G. pseudoaquatica* (*б*), и *G. aquatioa* (*в*).

рошо отличающийся от выше рассмотренных горечавок внешним обликом, формой листа и чашечки (см. рисунок, *в*). *G. aquatica* недавно включена в список видов флоры советского Дальнего Востока Ворошиловым (1979), однако по сборам, хранящимся в Гербариях Москвы (MHA) и Владивостока (VLA), можно судить, что этот вид сравнительно широко распространен на Верхнем Амуре.

Dracocephalum nutans L. Хабаровский край, окр. пос. Кульдур, ж.-д. насыпь, 30 VI 1981.

Ворошилов (1966) указывает этот вид для Верхнего Амура, Охотии и Приморья (как заносное). По-видимому, в данном пункте змееголовник поникший также является заносным растением.

Veronica serpyllifolia L. Пос. Кульдур, заболоченный луг в пойме р. Кульдур, 30 VI 1981.

Отмечена для Приморья и Охотии (Ворошилов, 1966). Найдена рядом с *Potentilla centigrana* Maxim., которая недавно приведена для Среднего Амура (Щербова, Шеметова, 1981).

Echinops dissectus Kitag. Амурская обл., Сковородинский р-н, окр. с. Албазино, сухой склон на берегу Амура, 7 VII 1977.

Сборы растения с территории Дальнего Востока редки: с. Полтавка Октябрьского р-на Приморского края; пос. Кумара и дер. Аносово в Амурской обл. (LE); с. Фадеевка Октябрьского р-на Приморского края (VLA). Наша находка отодвигает границу ареала мордовника рассеченного на запад. Однако морфологические различия *E. dissectus* и сибирского *E. latifolius* Tausch, часто встречающегося в Даурии («Флора Центральной Сибири», 1979), незначительны (Бобров, 1962). Виды различаются по признакам, достаточно вариабельным в сем. *Asteraceae*: степени опушенности листьев, стеблей и рассеченности листовой пластинки.

Carduus dahuricus (Arén.) Kazmi. Пос. Игнашино, р. Томача, у дороги, 30 VIII 1981.

Впервые приводится для флоры советского Дальнего Востока. Отличается от широко распространенного *C. crispus* L. строением листочков обертки, оттянутых в извилистое остроконечие, и прерывисто колючекрылатыми стеблями (Тамамшян, 1963).

Гербарные экземпляры растений переданы в Дальневосточный сектор Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE).

В заключение считаем своим долгом выразить искреннюю признательность Н. С. Пробатовой за определение злаков и В. Н. Ворошилову за просмотр и уточнение правильности определений видов, рассматриваемых в статье.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. (1962). Род Мордовник — *Echinops* L. В кн.: Флора СССР, 27. М.; Л., Изд. АН СССР. — Бойко Э. В., Старченко В. М. (1981). Флористические находки в бассейне Амура. Изв. СО АН СССР, сер. биол., 10, 2. — Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., Наука. — Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Гурзенков Н. Н., Доронина Ю. А., Егорова Е. М., Нечаева Т. И., Пробатова Н. С., Толмачев А. И., Черняева А. М. (1974). Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л., Наука. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М., Наука. —Ворошилов В. Н. (1979). К флоре советского Дальнего Востока (дополнение IV). Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 113. — Гриценко Н. В., Дымина Г. Д. (1977). Голосеменные и покрытосеменные (однодольные) Хинганского заповедника. В кн.: Флора Дальнего Востока. Благовещенск, Изд. Благовещ. гос. пед. инст. — Павлова Н. С. (1981). О распростране-

ии и таксономии некоторых *Fabaceae* Дальнего Востока. Бот. ж., 66, 3. — Редкие и исчезающие растения Сибири. (1980). Отв. ред. Л. И. Малышев, К. А. Соболевская. Новосибирск, Наука. — Сергиевская Е. В. (1975). Сем. *Violaceae* Batsch — Фиалковые. В кн.: Флора Забайкалья, 7. Л., Наука. — Тамамшян С. Г. (1963). Род Чертополох — *Carduus* L. В кн.: Флора СССР, 28. М.; Л., Изд. АН СССР. — Толмачев А. И. (1941). Сем. *Papaveraceae* Juss. — Маковые. В кн.: Флора Забайкалья, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Флора Центральной Сибири. (1979). 1—2. Новосибирск, Наука. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука. — Щербова М. А., Шеметова Н. С. (1981). Новые местонахождения редких видов растений на территории Хабаровского края. Изв. СО АН СССР, сер. биол., 10, 2. — Юзепчук С. В. (1941). Род Гравилат — *Geum* L. В кн.: Флора СССР, 10. М.; Л., Изд. АН СССР. — Юзепчук С. В. (1949). Род Фиалка — *Viola* L. В кн.: Флора СССР, 15. М.; Л., Изд. АН СССР.

Тихоокеанский институт биоорганической химии
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 29 XII 1981.

ХРОНИКА

УДК 727.65 (597)

О НАУЧНЫХ ГЕРБАРИЯХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКОЙ РЕСПУБЛИКИ ВЬЕТНАМ

G. P. YAKOVLEV, NGUEN TIEN BAN, NGUEN TIEN HIEP.
ON THE SCIENTIFIC HERBARIA IN THE SOCIALIST REPUBLIC OF VIET-NAM

В 1981 г. Вьетнам посетила делегация ботаников АН СССР. Одной из задач поездки было ознакомление с гербариями СРВ и состоянием гербарного дела. Во время экспедиции по стране советские ботаники посетили все основные научные гербарии Вьетнама и получили определенную информацию о них от вьетнамских коллег. Эта информация представляет интерес для специалистов, занимающихся растениями тропиков.

Будет нелишним напомнить, что история Вьетнама за последние сто лет, история колонизации, интервенции и борьбы за независимость не благоприятствовала процветанию ботаники в этой стране. Однако следует выделить некоторые периоды, когда процесс накопления гербарных коллекций шел более интенсивно. Начиная с 60-х годов прошлого века и в течение четырех десятилетий XX в. ряд известных французских коллекторов (список основных коллекторов этого периода для СРВ приведен в табл. 1) совершили экскурсионные поездки в наиболее доступные районы так называемого Французского Индо-Китая. Эти коллекции легли в основу известной «Flore générale de l'Indo-Chine» (директор издания H. Lecomte), выходившей в Париже с 1907 г. в виде отдельных выпусков и законченной в 1937 г.[1] Основной «пакет» коллекций в настоящий момент хранится в Париже, но дубликаты, включая изотипы, можно встретить во многих хранилищах мира, в том числе и в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE).

Лишь некоторая часть сборов тех лет, главным образом из бывшего личного гербария A. Chevalier, находится сейчас во Вьетнаме в г. Хошимине.

В конце 20—начале 30-х годов довольно значительная коллекция растений из района, примыкающего к китайской границе, была собрана участниками нескольких американо-китайских экспедиций. Главная часть этих материалов ныне хранится в США в гербарии Arnold Arboretum; во вьетнамских ботанических учреждениях нет ни одного образца, собранного этими экспедициями.

В послевоенные годы, когда страна оказалась разделенной на две части, в Южном Вьетнаме проводились весьма ограниченные полевые ботанические экскурсии преимущественно американских ботаников и сотрудников Сайгонского университета. Коллекции первых в ботанических учреждениях отсутствуют, а вторых — хранятся в гербарии Университета г. Хошимина. В северном Вьетнаме (тогда ДРВ) активная работа по сбору гербарных материалов началась с конца 50—начала 60-х годов и проводилась местными вьетнамскими ботаниками нередко при участии китайских и советских коллег (C. Y. Wu; Г. В. Микешин, А. Л. Тахтаджян).[2] В эти годы была заложена основа ряда научных гербариев, функционирующих ныне в северной части СРВ.

Первоначально коллекции, собранные после войны, хранились у коллекторов, что создавало серьезные неудобства для научной работы, поэтому в 70-х годах система хранения материалов была изменена и приближена к принятым в большинстве крупных современных хра-

[1] С 1938 г. и по настоящее время в Париже выходят дополнения к «Flore générale». С 1938 по 1951 г. директором издания был H. Humbert, с 1960 по 1975 — A. Aubreville, после 1975 г. — A. Aubreville и J. F. Leroy.

[2] История ботанических исследований во Вьетнаме здесь подробно не излагается, поскольку представляет особую тему. О некоторых результатах поездок советских ботаников во Вьетнам читатель может составить представление из материалов табл. 2.

ТАБЛИЦА 1

Основные коллекторы, работавшие в Индокитае с 1865 по 1944 г.

Коллектор	Годы работы	Главные районы работ	Литература о коллекторах
J. B. L. Pierre	1865—1877	Аннам и Кохинхина	Merrill, Walker, 1938; Leandri, 1962; Stafleu, 1967, Hedge, Lamond, 1970
F. T. Harmand	1875—1877	Аннам	Lanjouw, Stafleu, 1957
P. Couderc	1883—1885	»	Lanjouw, Stafleu, 1954
H. F. Bon	1883—1895	Тонкин и Аннам	Lanjouw, Stafleu, 1954; Hedge, Lamond, 1970
B. Balansa	1886—1891	Тонкин	Lanjouw, Stafleu, 1954; Stafleu, 1967; Hedge, Lamond, 1970
P. Counillon	1890	Кохинхина	Lanjouw, Stafleu, 1954
L. Jacquet	1901	Аннам	Chaudhri et al., 1972
A. André	1964	»	Lanjouw, Stafleu, 1954
P. A. Eberhardt	1906—1920	Тонкин и Аннам	Lanjouw, Stafleu, 1957
C. Alleizette	1908—1909	Тонкин и Кохинхина	Lanjouw, Stafleu, 1954
V. Demange	1908—1909	Тонкин	То же
M. Bauche	1910	Аннам	» »
D. G. J. M. Bois	1911	Тонкин	» »
H. Lecomte et A. E. Finet	1911—1912	Тонкин и Аннам	Leandri, 1962; Chaudhri et al., 1972; Stafleu, Cowan, 1979
P. Hautefeuille	1912	Тонкин	Lanjouw, Stafleu, 1957
M. Krempf	1912—1913	Аннам	Chaudhri et al., 1972
A. J. B. Chevalier	1913—1919	Тонкин и Аннам	Lanjouw, Stafleu, 1954; Hedge, Lamond, 1970
A. Bonnet	1914	Тонкин	Lanjouw, Stafleu, 1954
F. Fleury	1914	Кохинхина	Lanjouw, Stafleu, 1957
M. Duport	1914—1935	Тонкин	Lanjouw, Stafleu, 1954; Hedge, Lamond, 1970
E. Poilane	1919—1928	Тонкин и Аннам	Hedge, Lamond, 1970
B. Hayata	1921—1922	Аннам	Lanjouw, Stafleu, 1957; Hedge, Lamond, 1970
A. Pételot	1922—1944	Тонкин	Hedge, Lamond, 1970
F. Evrard	1923—1929	Аннам	Lanjouw, Stafleu, 1957
R. W. Squires	1927	»	Hedge, Lamond, 1970
R. J. Clemens	1928	»	Lanjouw, Stafleu, 1954
W. T. Ts'ang	1936—1940	Тонкин	Hegde, Lamond, 1970
J. E. Vidal	1943—1944	Тонкин и Аннам	То же

нилищ. В настоящее время во всех пяти учреждениях, имеющих научные гербарии, материалы располагаются либо в алфавитном порядке семейств, родов и видов, либо порядок семейств соответствует системе, принятой в вышецитированной «Flore générale».

Помещения, занятые под гербарные хранилища, более или менее соответствуют нормам, принятым для таких хранилищ в СССР. Здесь имеется определенный резерв для роста коллекций, который достаточен для работы в течение 20—25 лет. Как правило, во всех гербариях имеется простейшее ботаническое оборудование: стереоскопические лупы, препаровальные иглы и т. д.

Монтированные образцы обычно хранятся в жестяных оцинкованных коробках, которые, как здесь полагают, лучше предохраняют гербарии от порчи в условиях тропического климата. Особенности монтировки гербарных образцов различны, их размеры соответствуют принятым в большинстве европейских гербариев. Эксикаты гербариев пока не издаются.

Как известно, существует ряд способов гербаризации растений, однако во Вьетнаме местные ботаники предпочитают сушить растения в прессах, располагая их под навесом над небольшим костром или очагом. Консерванты, нередко применяемые при гербаризации в тропиках, пока не используются, и коллекторы, насколько известно, относятся к их применению с некоторым предубеждением.

При закладке гербария здесь принято снабжать каждое растение полевой биркой с указанием номера, даты и имени коллектора или названия экспедиции. Одновременно в стандартном дневнике отражаются необходимые данные: название растения, семейство, место сбора, условия местообитания, некоторые морфологические особенности, исчезающие при высушивании, и т. д. Эти данные переносятся на окончательную этикетку, наклеиваемую на гербар-

ТАБЛИЦА 2

Некоторые сведения об основных экспедициях ботаников СССР

Участники	Время работы	Объем коллекции	Место хранения коллекции
А. Л. Тахтаджян, А. А. Яценко-Хмелевский, Н. А. Байдалина	7—30 X 1960	Около 4 тыс. герб. обр., коллекция древесин	БИН, ЛТА
П. А. Баранов	Начало 1962 г.	—	Материалы экспедиции хранятся в Архиве АН СССР
Г. В. Микешин	1963 г.	Около 3 тыс. герб. обр., живые растения	ГБС
Н. А. Аврорин	9 IV—1 VII 1963	882 герб. обр., 195 обр. семян, 12 живых растений	БИН, ВИР
И. И. Брехман, И. В. Грушвицкий, П. Е. Горовой	IX—X 1963	Около 250 герб. обр.	БИН
В. Б. Куваев, Б. К. Ростоцкий	X—XI 1963	Около 500 герб. обр.	ВИЛР, дублеты БИН
И. В. Грушвицкий, Н. Н. Арнаутов	21 XI—21 XII 1966	270 герб. обр., 33 обр. семян, 122 музейных обр., 96 живых растений (здесь и далее указана только доля БИНа)	БИН
И. В. Грушвицкий, Н. Н. Арнаутов	14 XI 1969—10 I 1970	880 герб. обр., 90 обр. древесин, 200 спиртованных обр., 40 обр. семян	БИН
И. В. Грушвицкий, Н. Н. Арнаутов	3—31 III 1972	400 герб. обр., 56 обр. древесин, 73 спиртованных обр.	БИН
А. Л. Тахтаджян, Л. Ю. Буданцев, Н. Н. Арнаутов	Начало 1975 г.	Более 1000 герб. обр., 50 обр. семян, 30 живых растений	БИН
Н. Т. Скворцова, Н. Н. Арнаутов	VI—VIII 1976 г.	Более 1000 герб. обр., 30 обр. древесин, 20 карпологических обр.	БИН
Г. П. Яковлев, Н. Н. Арнаутов, Н. В. Иванов	25 IV—20 VII 1981	2000 герб. обр., 102 обр. семян, 50 живых растений	ЛХФИ, БИН

ный лист при монтировке. Сами полевые дневники независимо от дальнейшего места работы их владельца хранятся в том учреждении, от которого была организована экспедиция.

Типы во вьетнамских научных гербариях пока не выделены, и их немного. Это, как правило, типовые образцы вновь описанных таксонов и изредка — сборы французских коллекторов. Обмен дублетными коллекциями как внутри страны, так и с зарубежными учреждениями пока не практикуется. Работы сотрудников ранее (до 1979 г.) публиковались в «Tạp chí Sinh vât — Dịa học» (Журнал биологии и геологии), а с 1979 г. — в «Tạp chí Sinh vật học» (Биологический журнал).[3]

В процессе работы над «Флорой Вьетнама» предстоит решить много сложных проблем. Одна из них определяет успех задуманного предприятия. Речь идет о систематическом пополнении основных гербарных фондов. Сейчас по ориентировочной оценке в пяти научных гербариях Вьетнама хранится около 45 тыс. определенных и монтированных образцов и примерно 30 тыс. образцов немонтированных. Такой объем коллекций, по нашему мнению, пока недостаточен, чтобы служить основой для создания сводки по флоре, насчитывающей не менее 10 тыс. видов. Ощущается также определенная нехватка квалифицированных кадров ботаников (недостатка в технических работниках нет). Для составления современной сводки по флоре подобного объема, видимо, требуются усилия коллектива не менее чем из 40—50 человек. В настоящее время реальный вклад в издание «Флоры Вьетнама» могут внести около 25 ботаников, поэтому руководители работы по составлению «Флоры» надеются на помощь специалистов из дружественных стран и прежде всего из СССР.

Как сказано выше, в настоящий момент во Вьетнаме функционируют пять основных научных гербариев. Это гербарии Национального научно-исследовательского центра при Комитете

[3] Каждый год публикуется один том, состоящий из 4 номеров.

по науке и технике СРВ в городах Ханое и Хошимине, гербарии университетов тех же городов и Гербарий Института планирования лесного хозяйства.

Гербарий Национального научно-исследовательского центра в Ханое (HN)[4] является центральным гербарием Вьетнама как по ценности хранящихся коллекций, так и по интенсивности проводимой научной работы. Материалы стали поступать сюда, начиная с 1963 г. Считается, что здесь хранится около 12 тыс. определенных и монтированных образцов. Хорошо представлена флора Северного Вьетнама, также флора так называемого Центрального Плато (Южный Вьетнам).[5] В гербарии работают 21 человек, из них 13 ботаников и 8 технических работников. Среди научных сотрудников преобладают лица в возрасте от 30 до 40 лет. Самому старшему 44 года. Примерно половина профессиональных ботаников закончили аспирантуру или проходили стажировку в СССР, КНР и ГДР. Возглавляет гербарий один из авторов статьи доктор биологических наук, специалист по сем. *Annonaceae* Нгуен Тьен Бан (Nguyen Tien Ban). Из других сотрудников упомянем Нгуен Данг Кхоя (Nguyen Dang Khoi) — специалиста по сем. *Fabaceae* s. l., Чан Нгок Ниня (Tran Ngoc Ninh) — по *Rubiaceae*, Чан Динь Ли (Tran Dinh Ly) — по *Apocynaceae*, Чан Динь Дая (Tran Dinh Dai) — по *Meliaceae*, Ха Тхи Зунг (Ha Thi Dung) — по *Araliaceae*, Ле Ким Бьена (Le Kim Bien) — по *Asteraceae*.

В Гербарии Национального научно-исследовательского центра в Ханое имеется картотека с указанием точных мест сборов растений и их коллекторов. Филиал этого гербария (фактически это независимый гербарий) [6] находится в г. Хошимине (HM). В этом гербарии хранится около 8 тыс. монтированных образцов, преимущественно собранных французскими ботаниками по всему Индо-Китаю в первой половине XX в. Здесь можно встретить образцы, собранные H. Bon, B. Balansa, A. Chevallier, E. Poilane, A. Petelot и др. (табл. 1), но типовые образцы крайне редки. В настоящее время в штате филиала 4 сотрудника (2 ботаника и 2 технических работника). Формальным главой гербария также является Нгуен Тьен Бан. Активная работа по сбору новых материалов здесь пока не ведется. Научные сотрудники этого гербария не принимают участия в подготовке будущей «Флоры Вьетнама», материалы используются при обработках тех или иных групп растений как вьетнамскими, так и зарубежными специалистами.

Гербарий Ханойского университета (HNU) находится при кафедре ботаники. Эту кафедру в настоящее время возглавляет кандидат биологических наук, бывший аспирант Лесотехнической академии им. С. М. Кирова (Ленинград) Фан Ке Лок (Phan Ke Loc). Согласно его данным, в гербарии хранится около 10 тыс. монтированных определенных образцов и почти 20 тыс. неопределенных. В гербарии представлены материалы преимущественно из Северного Вьетнама и района Центрального Плато. Сотрудники кафедры выполняют ряд тем по плану научно-исследовательской работы университета (ресурсоведческие темы, темы по анатомии и палинологии растений и т. п.). В ближайшие годы 2 сотрудника, в том числе и Фан Ке Лок, также подключатся к обработке отдельных групп покрытосемянных для «Флоры Вьетнама».

Весьма интересен гербарий в Институте планирования лесного хозяйства (HNIF), относящемся к Министерству лесного хозяйства СРВ. Это хранилище, созданное в начале 60-х годов, сейчас возглавляет Ву Ван Зунг (Vu Van Dung). Здесь собраны гербарные образцы преимущественно древесных пород из всех провинций страны, где сохранились более или менее значительные лесные массивы. К сожалению, коллекторы этого гербария часто собирали образцы в вегетативном состоянии, что несколько снижает их научную ценность. Некоторые специалисты, работающие в гербарии (всего их 6), привлечены к работе над будущей «Флорой Вьетнама». В частности, Ву Ван Зунг предполагает обработать сем. *Dipterocarpaceae*.

Последний крупный гербарий, который должен быть упомянут, принадлежит кафедре ботаники университета в г. Хошимине (HMU). Кафедру и гербарий возглавляет профессор Фам Хоанг Хо (Pham Hoang Hô), составитель иллюстрированной двухтомной сводки по флоре южной части страны «Cây co' miên nam Viêtnam» (1970). Здесь хранится не более 3—4 тыс. образцов, бóльшую часть которых составляют сборы из Южного Вьетнама. Следует, однако, заметить, что сейчас гербарий практически не пополняется и только один сотрудник Нгуен То Куен (Nguyên Tô Quyên) предполагает работать в будущем для «Флоры Вьетнама» по сем. *Poaceae*.

Немного о дальнейших перспективах развития гербарного дела во Вьетнаме. Принято решение о создании национального гербария страны. Руководство гербарием поручено извест-

[4] Указываемые индексы гербариев приняты вьетнамскими ботаниками и пока не зарегистрированы в «Index herbariorum».
[5] Здесь и далее употребляются как географические понятия.
[6] Формальное объединение гербариев в городах Ханое и Хошимине произошло в 1975 г.

ному специалисту-дендрологу доктору биологических наук, профессору Тхай Ван Чину (Thái Văn Trúng). Для будущего гербария в г. Хошимине отведен трехэтажный особняк, специально построенный для этих целей. В здании предполагается разместить ботанический музей, гербарий и оборудовать комнаты для работы исследователей различного профиля. Согласно информации Тхай Ван Чина, для хранения гербарных образцов будут изготовлены деревянные шкафы, отделанные различными породами дерева таким образом, чтобы хранилище сухих растений явилось естественным продолжением ботанического музея. По оценке авторов настоящей статьи, помещение, отводимое под гербарий, достаточно для хранения 1 млн. гербарных образцов. При гербарии планируется создание ботанической библиотеки. В ближайшее время намечено формирование штата нового учреждения.

ЛИТЕРАТУРА

Chaudhri M., Vegter I., De Wal C. (1972). Index Herbariorum: a guide to the location and contents of the World's public herbaria. Pt. 2. Regnum Vegetabile, 86. Utrecht, Netherlands. — Hedge I., Lamond J. (1970). Index of collectors in the Edinburgh herbarium. Edinburgh. — Lanjouw J., Stafleu F. (1954, 1957). Index herbariorum: a guide to the location and contents of the World's public herbaria. Pt. 2. — Regnum Vegetabile. (1954, 2; 1957, 9). Utrecht, Netherlands. — Leandri J. (1962). Deux grands artisans de la floristique tropicale: Henri Lecomte (1856—1934) et Achille Finet (1863—1913). Adansonia, n. s., 2, 2. — Merrill E., Walker E. (1938). A bibliography of Eastern Asiatic botany. Massachusetts. — Stafleu F. (1967). Taxonomic literature. Utrecht, Netherlands. — Stafleu F., Cowan R. (1979). Taxonomic literature, 2. Utrecht.

Г. П. Яковлев, Нгуен Тьен Бан,
Нгуен Тьен Хьеп.

Ленинградский химико-фармацевтический институт,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 IX 1981.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 582 : 069 (571.66)

СОЗДАНО КАМЧАТСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ВБО

S. S. KHARKEVICH. THE KAMCHATKIAN BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY HAS BEEN ORGANIZED

На советском Дальнем Востоке Камчатская область оставалась до последнего времени единственной в регионе, не имеющей отделения Всесоюзного ботанического общества. Это в определенной мере объясняется отсутствием в ней академических и вузовских ботанических подразделений. Такое положение представляется странным, если учесть, что именно полуостров Камчатка явился первым на Дальнем Востоке научным полигоном для ботанических исследований сподвижника М. В. Ломоносова, первого русского академика-ботаника С. П. Крашенинникова. 250-летие этого события через несколько лет будет отмечать ботаническая общественность страны.

Исследования растительного мира области проводятся местными ботаниками, работающими в ряде учреждений и ведомств. С целью координации исследований и расширения научно-просветительской и природоохранной деятельности была осуществлена подготовительная работа по созданию Камчатского отделения ВБО. Летом 1981 г. Президиум ВБО, по представлению Приморского отделения, избрал 32 члена ВБО по Камчатской области и принял решение о создании Камчатского отделения (КО) ВБО.

В октябре 1981 г. при участии члена Совета ВБО М. С. Боч было проведено организационное собрание КО ВБО, на котором были избраны Совет и Ревизионная комиссия отделения. В состав Совета вошли А. Т. Науменко — председатель, Д. Ф. Ефремов — заместитель председателя, М. В. Ворошилова — ученый секретарь, Н. И. Ряховская — казначей и И. А. Егорова — член Совета. Ревизионная комиссия избрана в составе: В. И. Тупикин — председатель, Т. И. Стружкина и Л. М. Долматова — члены комиссии.

В ноябре 1981 г. КО ВБО приняло активное участие в работе IV научной конференции «Проблемы дальнейшего комплексного развития производительных сил Камчатской области». На этой конференции А. Т. Науменко выступил с докладом «Заповедные территории как фактор рационального использования природных ресурсов». Д. Ф. Ефремов доложил о состоянии и путях повышения эффективности лесовосстановительных работ на Камчатке. Н. С. Карпухин и Д. Ф. Ефремов в своем докладе изложили перспективы развития лесного хозяйства Камчатки. Проблему интродукции как основы повышения продуктивности лесов Камчатки осветила в своем докладе Е. В. Извекова.

На общем собрании КО ВБО, состоявшемся в конце ноября 1981 г., С. С. Харкевич наметил перспективы развития ботанической науки в регионе и в Камчатской обл., а также остановился на основных задачах камчатских ботаников. А. Т. Науменко рассказал об итогах совещания ботаников Главохоты РСФСР по проблеме «Исследования естественных природных процессов в растительных сообществах заповедников» и Всесоюзной конференции «Охрана редких растительных сообществ», проведенных в октябре—ноябре 1981 г.

На этом собрании был рассмотрен и утвержден план работы КО ВБО на 1982 г. — год 50-летия Камчатской обл. Основная задача заключается в подготовке и проведении 28 VII—4 VIII 1982 VII выездной сессии Дальневосточного регионального научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира».

В связи с тем, что в Камчатской обл., отличающейся своеобразием природы и уникальными природными богатствами, основной интерес представляют биологические ресурсы, широко распространен туризм, имеются перспективы для развития бальнеологии, важнейшее значение приобретают изучение, обогащение и охрана растительного мира.

КО ВБО объединяет 32 члена ВБО, работающих в Кроноцком государственном заповеднике, Институте вулканологии ДВНЦ АН СССР, Камчатском филиале ГИПРОЗЕМа, на Камчатской лесной опытной станции Дальневосточного научно-исследовательского института лесного хозяйства, на Камчатской областной государственной сельскохозяйственной опытной станции, Камчатской областной станции юннатов. Этим и определяются основные направления намечаемых ботанических исследований: история флоры и растительности (палеоботаника, палеофикология), недревесинные ресурсы леса, кормовая база для животноводства, особенно для северного оленя, интродукция растений, культурные и сорные растения, охрана растительного мира.

Задача КО ВБО заключается в объединении усилий камчатских ботаников в изучении растительного мира Камчатской обл. с целью его рационального использования и охраны, расширения пропаганды ботанических и природоохранных знаний.

Отделение работает на базе Кроноцкого государственного заповедника, управление которого находится по адресу: 684010 Елизово Камчатской обл.

С. С. Харкевич.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 23 III 1982.

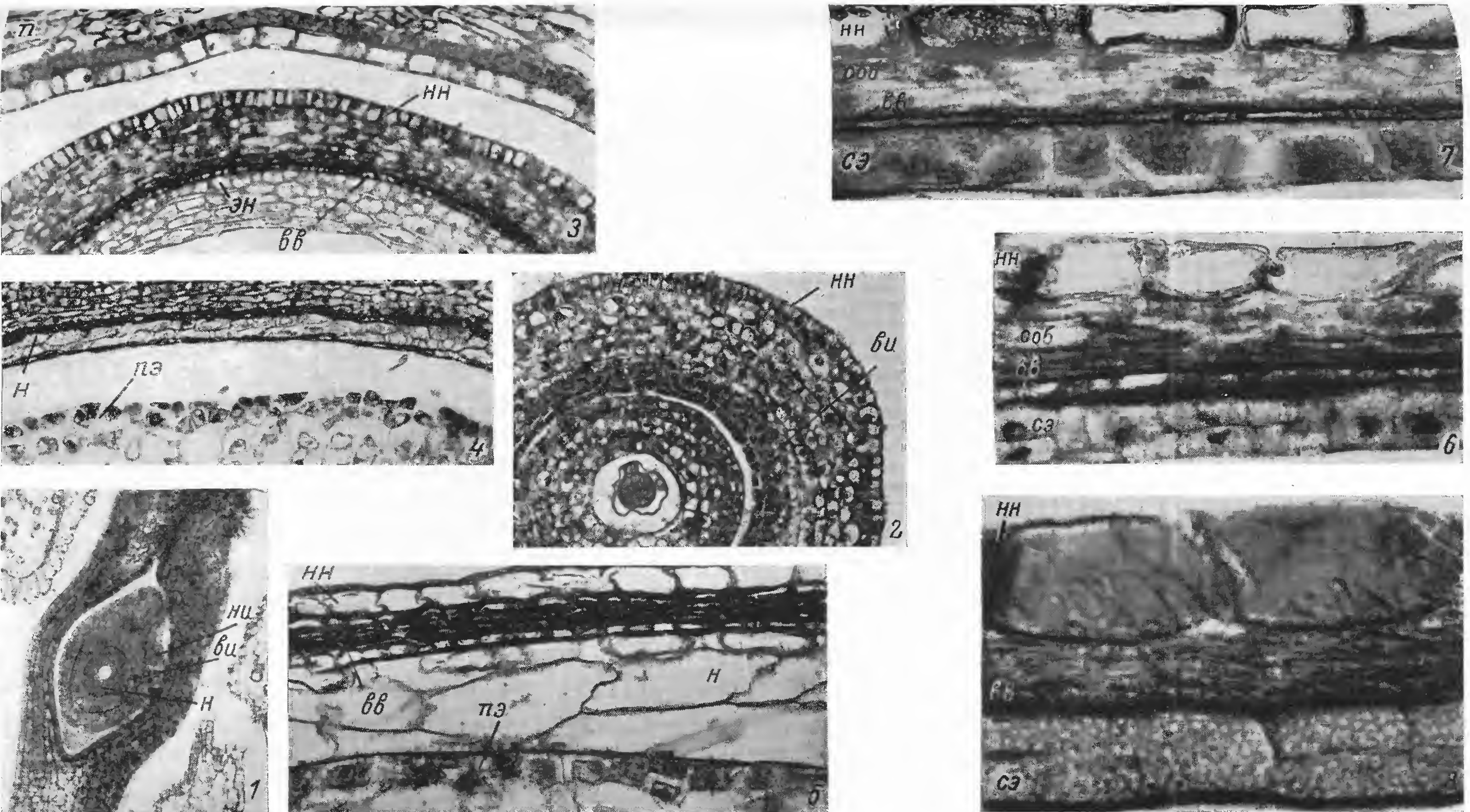


Рис. 1. Развитие и строение спермодермы представителей сем. *Ulmaceae* — *Ulmus laevis* (*1*, *3*—*6*), *U. glabra* (*2*, *7*), *Zelkova carpinifolia* (*8*).

Продольный (*1*) и поперечные (*2*—*8*) срезы гинецея (*1*), развивающихся (*2*—*5*) и зрелых (*6*—*8* плодов; увел. *1* — 75, *2*—*4* — 185; *5* — 280, *6* — 535, *7* — 630, *8* — 570. *вв* — внутренняя эпидерма внутреннего интегумента, *ви* — внутренний интегумент, *н* — нуцеллус, *ни* — наружный интегумент, *нн* — наружная эпидерма наружного интегумента, *п* — перикарпий, *пэ* — поверхностный слой развивающегося эндосперма, *соб* — слой облитерированных клеток, *сэ* — слой клеток эндосперма, *эн* — эпидерма нуцеллуса.

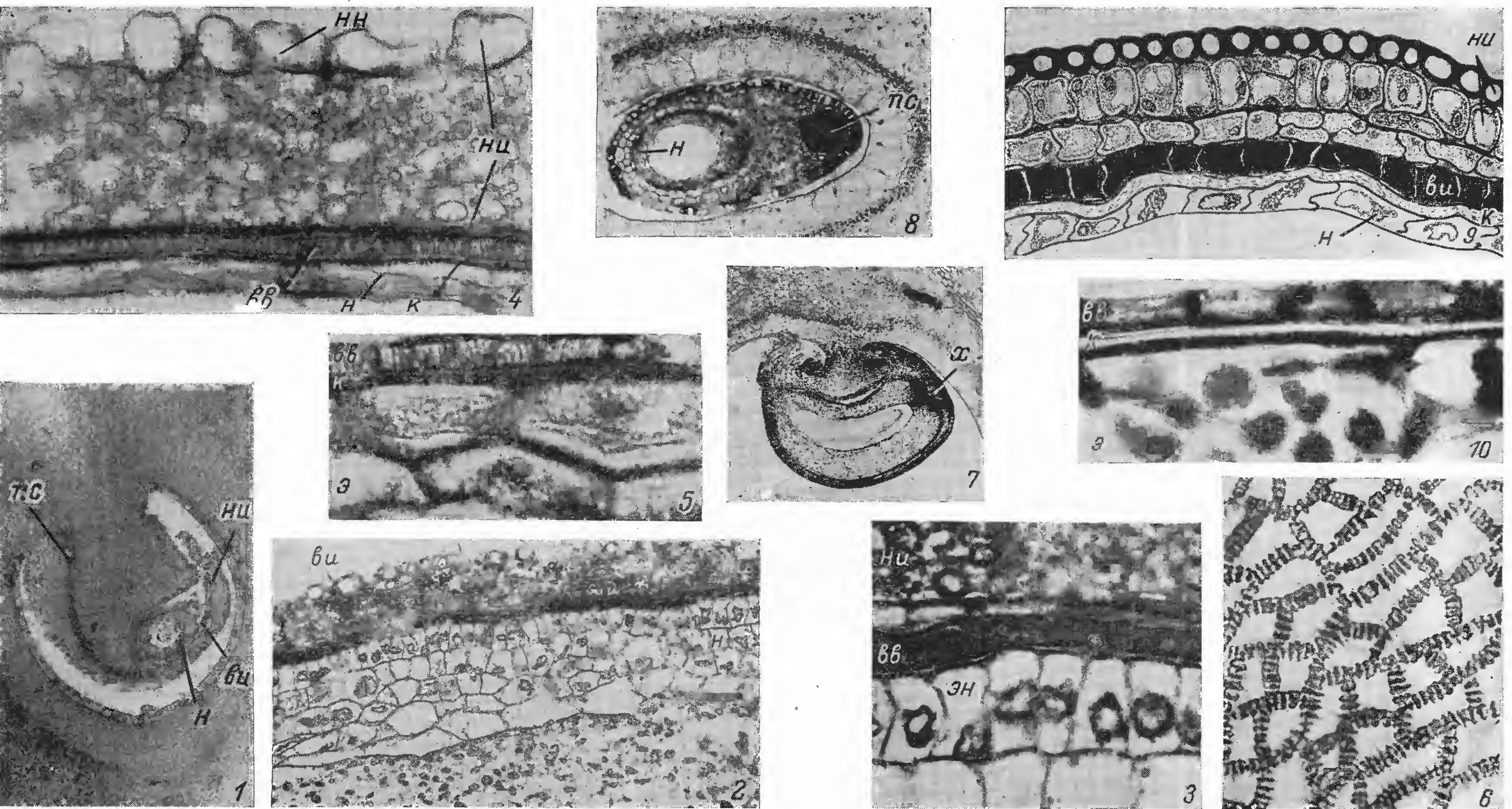


Рис. 2. Развитие и строение спермодермы представителей сем. *Celtidaceae* — *Celtis caucasica* (*1—6*), *Trema orientalis* (*7—10*).

Продольные (*1*, *7*) и поперечные (*2—5*, *8—10*) срезы цветков (*1*, *7*, *8*), развивающихся (*2—4*, *9*) и зрелых (*5*, *6*, *10*) плодов (*6* — вид с поверхности); увел.: *1*, *7* — 45; *2* — 145; *3*, *4* — 600; *5*, *6*, *10* — 1000; *8* — 90; *9* — 290. *к* — кутикула, *пс* — проводящий пучок семяпочки, *х* — халаза, *э* — эндосперм. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

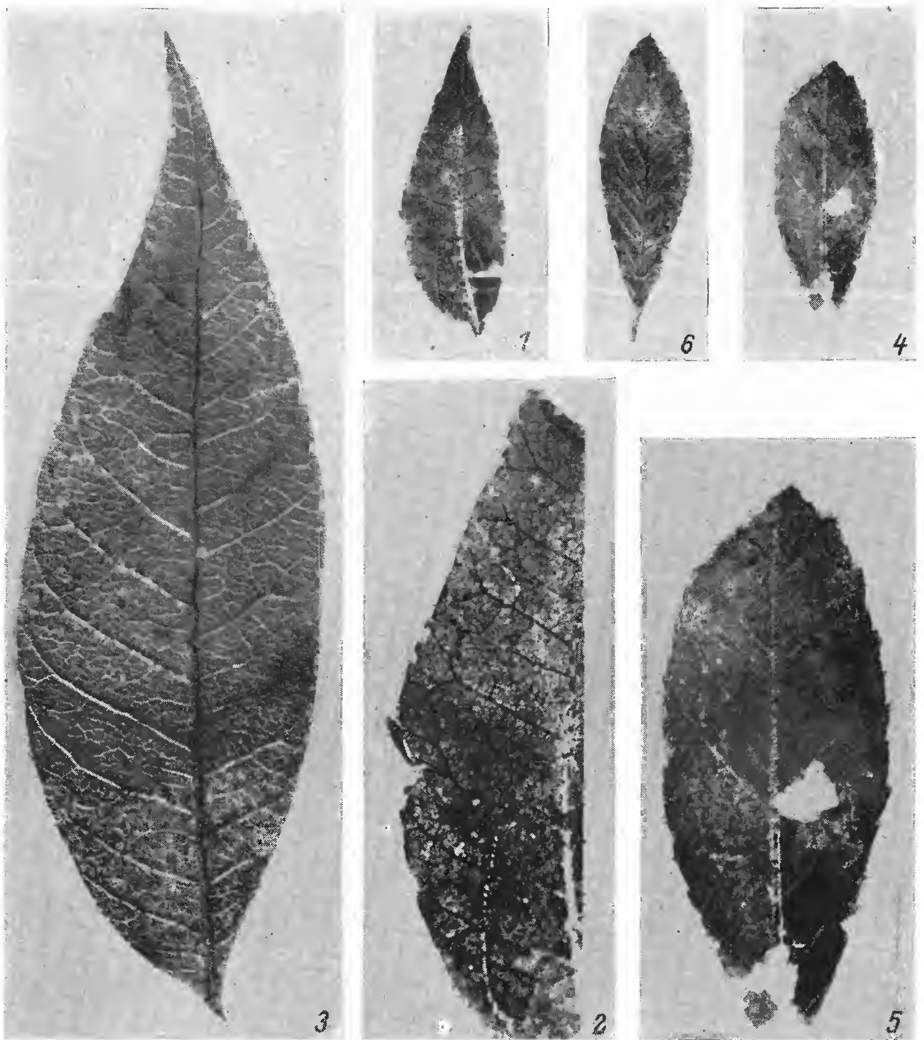


Рис. 2.

1, 2 — *Pistacia miochinensis* (*1* — экз. 595, нат. вел.; *2* — его деталь, ×2.5); *3* — *Pistacia chinensis*, листочек из гербария БИНа, Китай, окр. Нанкина, А. Л. Тахтаджян, ×2. 5; *4, 5* — *Pyracantha coccinea* (fossilis) (*4* — экз. 725, нат. вел.; *5* — тот же, × 2); *6* — *Pyracantha coccinea*, лист из гербария БИНа.

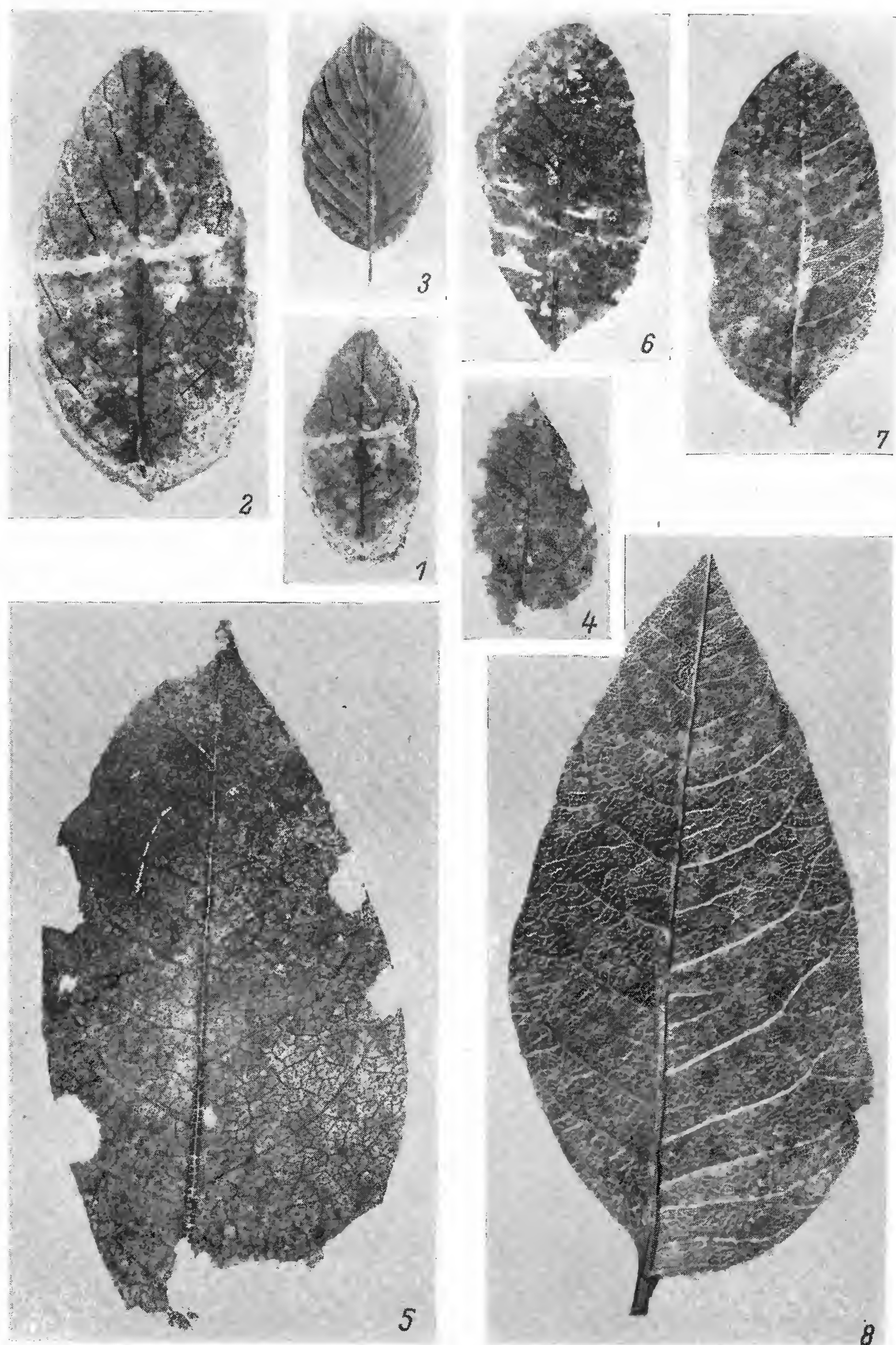


Рис. 3.

1, *2* — *Berchemia multinervis* (*1* — экз. 579, нат. вел.; *2* — тот же, ×2); *3* — *Berchemia scandens*, лист из гербария БИНа (A. H. Curtis, 1894, № 4700); *4*—*6* — *Pistacia miocenica* (*4* — экз. 723, нат. вел.; *5* — тот же, ×2.9; *6* — экз. 716, нат. вел.); *7*, *8* — *Pistacia terebinthus* (*7* — листочек из гербария БИНа, C. Baenitz; *8* — листочек из гербария БИНа, Wiedemann, 1834, ×2.5).

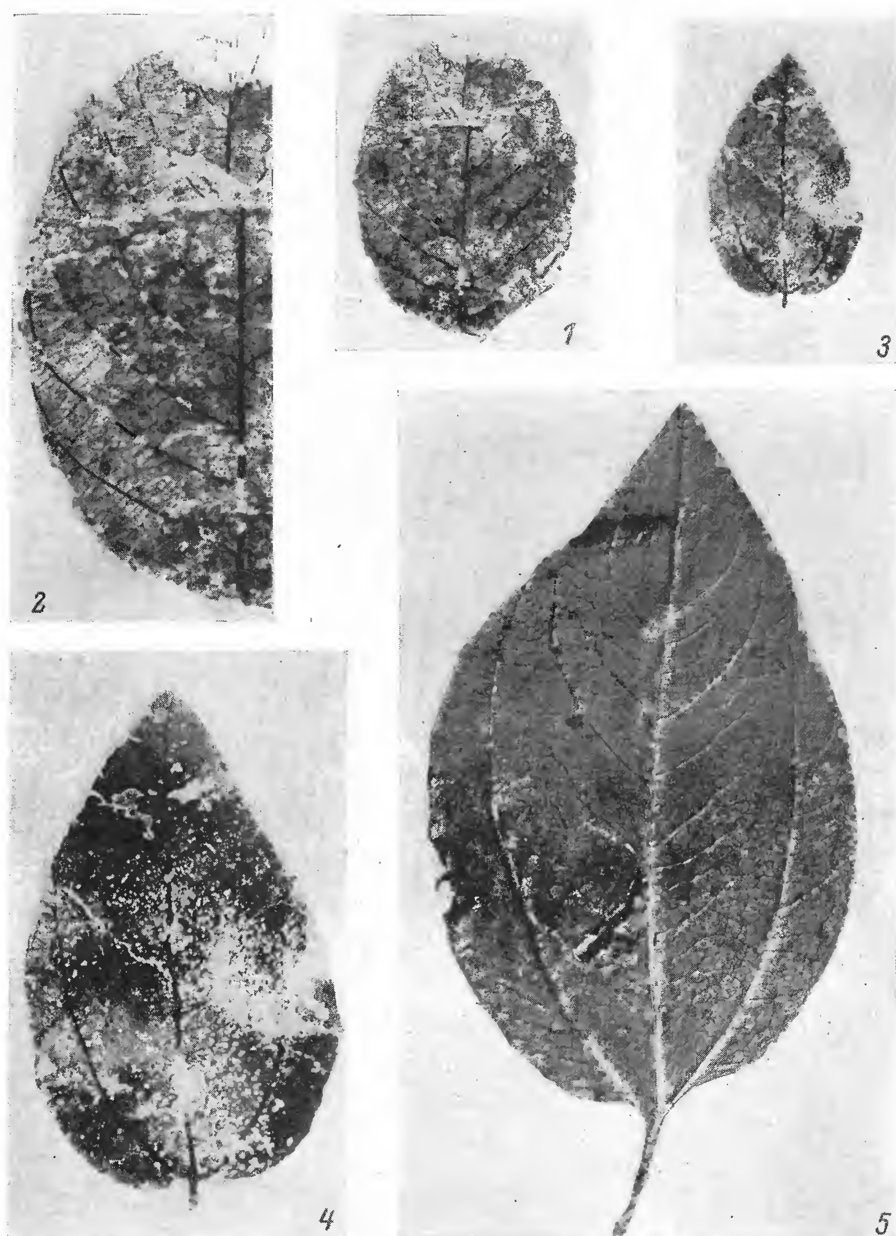


Рис. 4.

1, 2 — *Berchemia multinervis* (*1* — экз. 581, нат. вел.; *2* — тот же, ×1.9; *3, 4* — *Paliurus tiliaefolius* (*3* — экз. 596, нат. вел.; *4* — тот же, ×2); *5* — *Paliurus spina-christii*, лист из гербария БИНа, ×3.

К ст. Н. М. Соловьевой и др., с. 1230

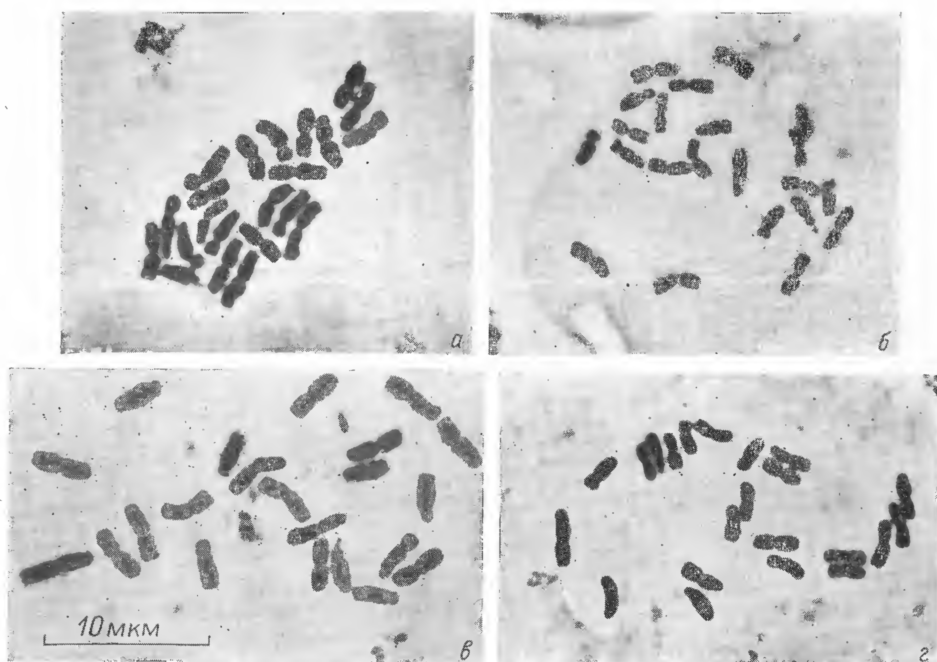


Рис. 1. Метафазные пластинки *Ferula dshizakensis* (*а*), *F. euxina* (*б*), *F. diversivittata* (*в*) и *F. tadshikorum* (*г*).

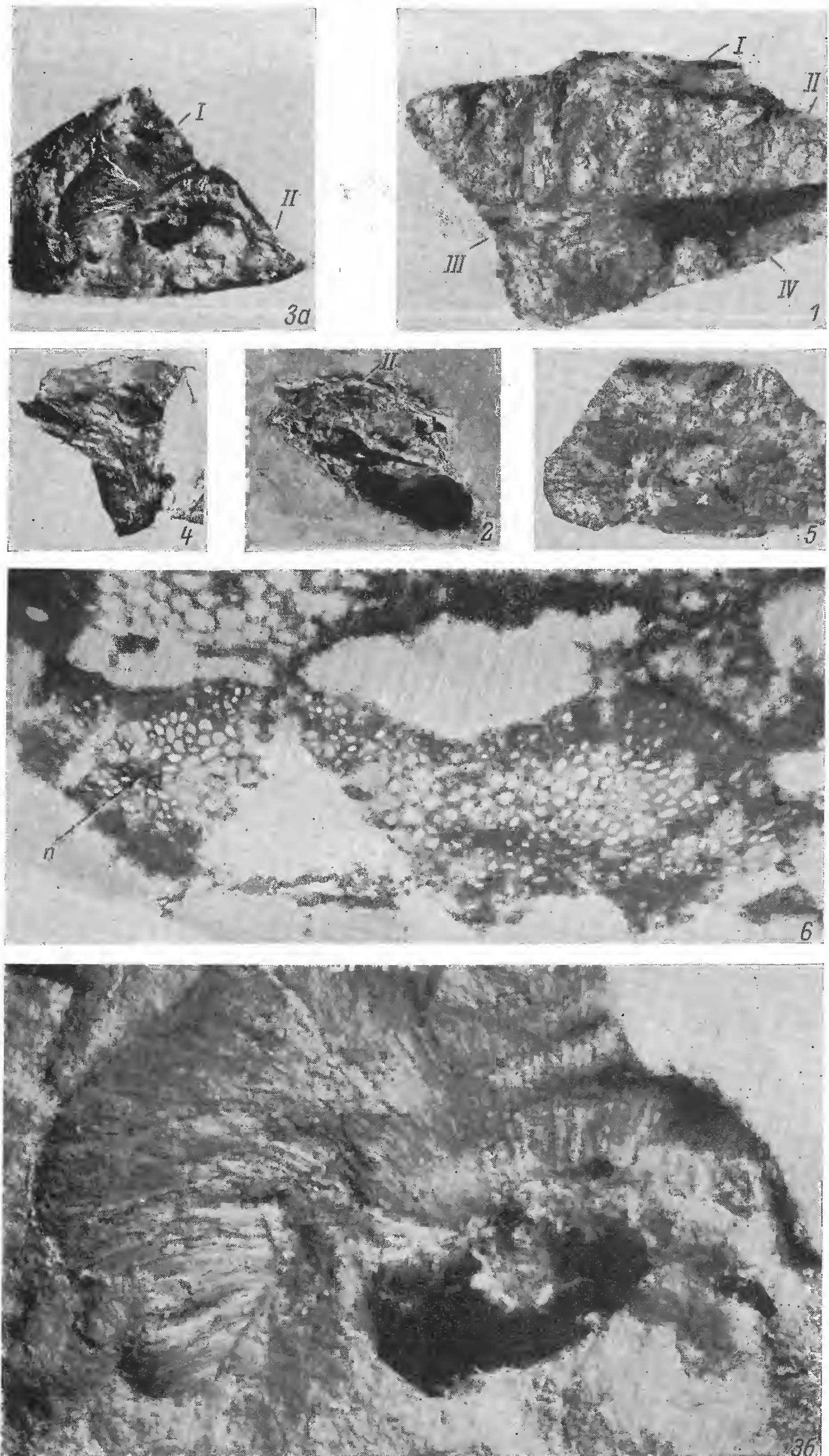


Рис. 2. Окаменелый побег *Archaeopteris archetypus*.

1 — образец с замурованным в нем побегом, вид сбоку (9/10 нат. вел.); *2* — тот же побег виден в поперечном сечении на пришлифованной поверхности (×2.7); *3а*, *3б* — вид образца сверху с первым и вторым листьями (*3а* — 9/10 нат. вел., *3б* — ×3.6); *4* — третий лист (9/10 нат. вел.), *5* — четвертый лист (9/10 нат. вел.); *6* — сектор ксилемы стебля (×9); *п* — группа протоксилемы, *I—IV* — листья.

К с. 1238

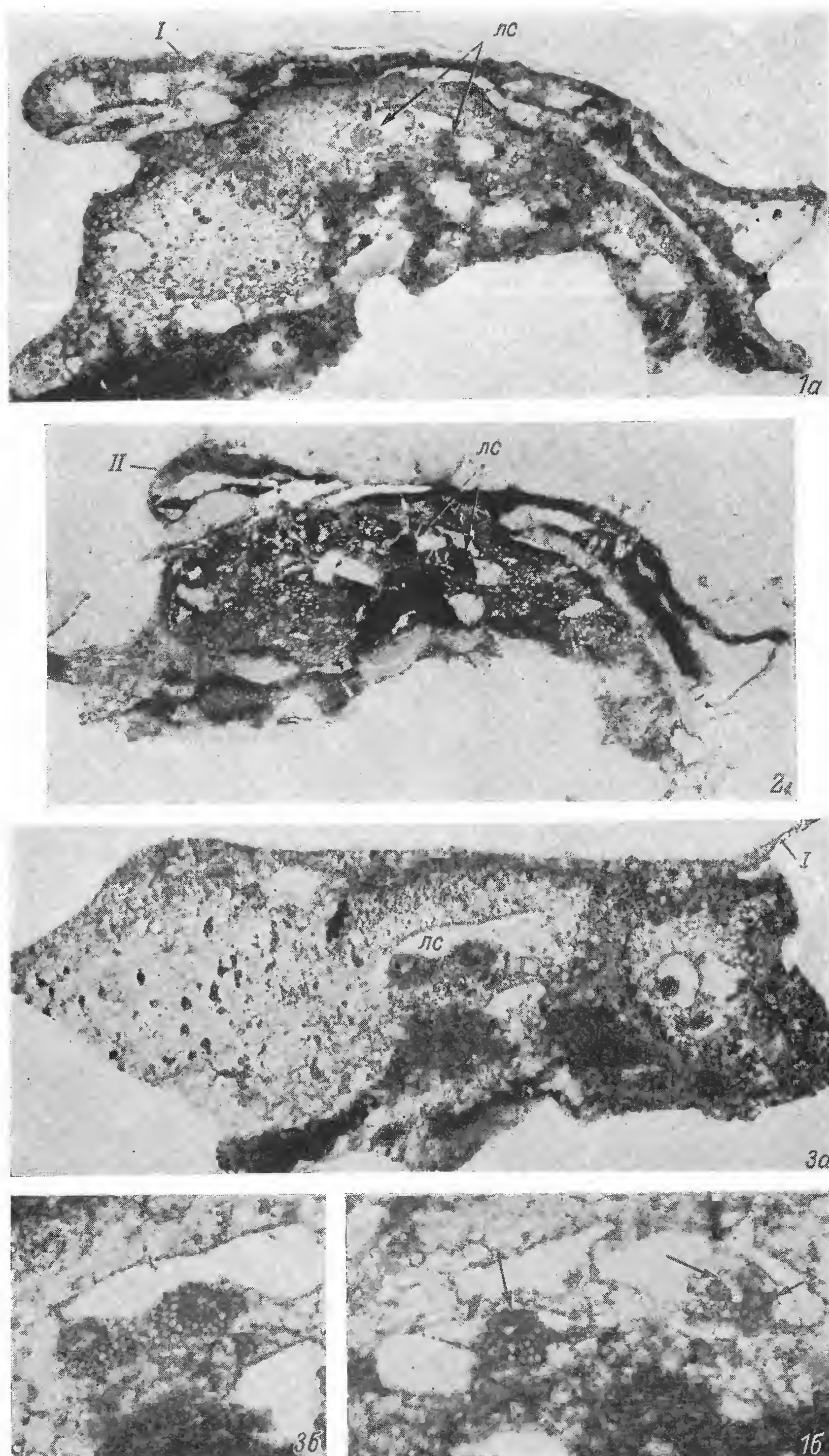


Рис. 3. Серия срезов окаменелого побега *Archaeopteris archetypus.*

1а — срез в области полного обособления первого листа (×18); *1б* — стадия тетрархного строения листового следа (показаны стрелками) на том же срезе, перевернут (×64.8); *2* — стадия диархного строения следа в области низбегания первого листа на стебель (×13.5); *3а, 3б* — стадии слияния пучков диархного следа по мере приближения к ксилеме стебля (*3а* — ×27, *3б* — ×64.8); *лс* — листовой след.

CONTENTS

1 р. 90 к.

Индекс 70056

СОДЕРЖАНИЕ